

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Государственное бюджетное учреждение
дополнительного образования Калужской области
«Областной эколого-биологический центр»

На правах препринта

В.В. Алексанов

Методы изучения биологического разнообразия

Учебно-методическое пособие для обучающихся
и педагогов

Калуга
2017

ББК
УДК 574.472(07)

Рецензенты:

Алексанов В.В. Методы изучения биологического разнообразия.
/ В.В. Алексанов. – Калуга, 2017. – 70 с.
ISBN

В пособии описаны современные методы анализа альфа-разнообразия, видового состава и структуры сообществ, бета-разнообразия, оценки общности состава и структуры сообществ, классификации и ординации. Кратко обсуждаются распространенные теории и гипотезы видового разнообразия и структуры сообществ. Описаны популярные компьютерные программы, предназначенные для анализа биоразнообразия, приведены иллюстрации техники работы в данных программах. Набор ссылок на литературные источники и электронные ресурсы позволит читателю перейти к углубленному изучению биоразнообразия и других теоретических вопросов экологии. Книга адресована обучающимся и их научным руководителям, проводящим исследования видового разнообразия организмов в полевых или лабораторных условиях.

ББК

© Алексанов В.В., 2017
© ГБУ ДО КО «ОЭБЦ», 2017

Оглавление

Предисловие.....	4
Глава 1. Биоразнообразие как предмет (вместо введения)	6
1.1. Биологическое разнообразие – понятие философское	6
1.2. Уровни и формы биоразнообразия	10
Глава 2. Описание альфа-разнообразия и структуры сообществ.....	13
2.1. Альфа – разнообразие – свойство какого объекта?	13
2.2. Что такое состав и структура сообществ	15
2.3. Некоторые допущения перед измерением разнообразия: оценка обилия и статуса видов в сообществе	18
2.4. Индексы альфа-разнообразия	20
2.5. Оценка статистической значимости индексов разнообразия.....	28
2.6. Ранговые распределения видовых обилий.....	31
2.7. О концепциях, объясняющих разнообразие сообществ	35
2.8. Теоретические представления о структуре сообществ	38
Глава 3. Бета-разнообразие и сходство сообществ	41
3.1. Оценка бета-разнообразия.....	41
3.2. Индексы общности	41
3.3. Статистическая оценка индексов общности.....	45
3.4. Классификация и ординация в изучении сообществ	46
3.5. Организмизм и континуализм как парадигмы экологии.....	54
Глава 4. Программы для измерения и анализа биоразнообразия	57
4.1. Электронные таблицы	57
4.2. Past	58
4.3. Статистическая среда R	61
Заключение.....	69
Рекомендуемая литература.....	70

Предисловие

Биологическое разнообразие – наиболее популярный предмет исследовательских работ школьников и студентов. Все полевые исследования многовидовых комплексов организмов относятся к биологическому разнообразию. Когда конкретные механизмы и сущности неизвестны, говорят о биологическом разнообразии. И в таком смысле мы оставим этот термин как стилистически нейтральный. Доступность относительно оборудования.

Конечно, для изучения биологического разнообразия ведущее значение имеет знание конкретной систематической или биологической группы, обеспечивающее правильное распределение и разработку адекватной методики изучения. Однако в любом исследовании присутствуют формальные методы измерения, сравнения, оценки. Биологи по-разному относятся к вычислению различных индексов. Иногда это действительно бесполезное украшательство работы. Но в других случаях математические методы дают ценные результаты. Как раз от бездумных вычислений и должно предохранить систематическое изучение биоразнообразия.

Любое исследование в какой-то степени предполагает сравнение с результатами других авторов и представлениями, описание и объяснение результатов. А значит, в нем всегда присутствуют элементы теоретического знания. Поэтому мы не могли не остановиться на некоторых наиболее значимых теоретических конструкциях, связанных с биологическим разнообразием. Естественно, данное пособие ни в коем случае не заменяет специальных работ, служит скорее для ориентировки в многообразии теоретического знания.

Математическим методам изучения биоразнообразия посвящена обширная литература. Однако, во-первых, большинство таких пособий предназначено для специалистов или для студентов, ограниченно применимо для школьников, да и для педагогов, не занимающихся профессионально подобными изысканиями. Во-вторых, и математические методы, и программные средства стремительно развиваются, русскоязычные пособия не успевают отразить всех достижений. В-третьих, право написания данного пособия нам дает некоторый личный опыт исследования биоразнообразия.

Для написания хорошей эколого-биологической работы сейчас уже недостаточно использовать слово «биоразнообразие» и щеголять другими терминами. Творческое применение теоретических знаний, умение адекватно выбирать методы. Принцип красной королевы в учебно-исследовательской деятельности: чтобы оставаться на месте, нужно бежать со всех ног. Осваивать новые методы, читать теорию и думать. Конкуренты не стоят на месте. Творческому применению формальных знаний о биоразнообразии посвящена данная книга.

Бум публикаций по теме «биоразнообразие» начался в 90-х гг. XX в. Но и раньше экологи уделяли большое внимание этим вопросам. Как можно догадаться еще до прочтения данной книги, биологическому разнообразию посвящен громадный массив литературы. Одна из задач данного руководства – помочь сориентироваться в литературе. Набор ссылок мы ограничили преимущественно русскоязычной литературой; цитируются основные учебные пособия и монографии, ссылки на статьи приведены только для иллюстрации. Авторский выбор не означает, что не нужно знакомиться с другими публикациями по данной теме.

Автор признателен ученым и преподавателям, общение с которыми способствовали формированию представления о предмете: С.К. Алексееву, М.Н. Сионовой, К.В. Макарову и А.В. Маталину. В то же время автор признает определенную субъективность в изложении материала и возлагает ответственность за возможные ошибки, неточности и неудачные подходы только на самого себя.

Глава 1. Биоразнообразие как предмет (вместо введения)

1.1. Биологическое разнообразие – понятие философское

Биологическое разнообразие – очень популярный термин в настоящее время, придающий множеству эколого-биологических исследований необходимую научность, актуальность и практическую значимость. Как известно, его распространение восходит к Конференции ООН по окружающей среде и развитию 1992 г., на которой была принята Конвенция о биологическом разнообразии.

Разумеется, разнообразие живых организмов всегда составляло предмет биологических исследований. Но особый акцент на этой проблеме стали делать в XX веке. С одной стороны, феномену разнообразия организмов придается фундаментальное теоретическое значение в эволюционной биологии и систематики. Разнообразие, пусть понимаемому по-разному, уделяется большое внимание самыми различными биологическими теориями: как дарвинизмом (и синтетической теорией эволюции), так и номогенезом. А в конце XX в. предлагается особое научное направление, изучающее разнообразие, - диатропика, а также ориентированная на разнообразие познавательная модель¹.

Однако на практике «биоразнообразие» понимается более узко, чем «разнообразие в биологии», так сказать, в эколого-биогеографическом ключе, и связывается с задачей сохранения видов. Такой подход предлагает достаточно большое число учебников и пособий². Для обозначения науки о биоразнообразии предложен термин диверсикология³ (диверситология⁴)

¹ См. Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990 (и др. книги этого автора)

² Андреев А.В. Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. – Кишинев: Biotica, 2002. – 168 р. Бродский А.К. Введение в проблемы биоразнообразия. СПб, 2002. - 144 с. География и мониторинг биоразнообразия. М., 2002. Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев, 2002. Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. Биологическое разнообразие. М., 2004. 432 с. Сионова М.Н. Биологическое разнообразие: методические материалы к практическим занятиям. Калуга, 2010.

³ Протасов АА. 2002. Цит. соч.

Биологическое разнообразие, как и любое разнообразие, определяется через изменчивость, различия и сходства⁵. Однако эти категории понимаются исследователями неодинаково. Поскольку формальные показатели разнообразия, сходства и различия вытекают из теоретических представлений о мире, о них всегда будут спорить. Нам остается лишь привести официальное определение биоразнообразия: “Биологическое разнообразие” означает вариабельность живых организмов из всех источников, включая наземные, морские и другие водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и экосистемами⁶.

Необходимо отметить, что ряд ученых относится к буму вокруг термина биоразнообразия негативно, связывают его распространение с политическими и социальными причинами, модой, а вовсе не с научным прорывом (что в целом свойственно науке). Отмечено, что вакханалия с использованием термина навсегда скомпрометировала как само истинное значение этого явления, так и его научное содержание. Концепция биоразнообразия характеризуется как «один из честных способов отъема денег у государства на экологические исследования»⁷. Высказываются также против особого статуса науки о биоразнообразии, выделенной из экологии и биогеографии.

Биоразнообразие – универсальный способ теоретизации огромной массы биологических исследований, проводимых в полевых условиях, с ограниченной базой. Однако если на первых порах было достаточно щеголять элементарными терминами, то теперь за разговором о биоразнообразии должно стоять нечто более отчетливое. Но уж если Вы решили эксплуатировать этот термин, делайте это грамотно.

⁴ Баканов А.И. О книге А.А. Протасова... // Биология внутренних вод. 2004. № 2. С. 92-94

⁵ Лебедева Н.В. и др. Цит. соч.

⁶ Конвенция о биологическом разнообразии.

http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/pdf/biodiv.pdf

⁷ Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи соврем. биол. 1996. Т. 116, № 4. С. 493-506. Ивантер Э. В. Биоразнообразие – история одного заблуждения // Принципы экологии. 2012. № 4. С. 61–64. <http://ecopri.ru/journal/article.php?id=1802>

И немного о ценностном отношении к биологическому разнообразию. В большинстве популярных работ биоразнообразие рассматривается как некая фундаментальная ценность, которую необходимо сохранять и приумножать. Но всегда ли разнообразие – это хорошо? Политические элиты современного мира утверждают это на словах (что вызывает негативную реакцию общественности), но стремятся к унификации на практике... А.С. Хомяков указывал, что классическая архитектура приятна глазу потому, что ограничивает разнообразие. Впрочем, мы здесь собирались затронуть только биологическое разнообразие.

Известно, что разнообразие организмов впечатляет, но никогда не бывает безграничным. На этом основаны различные биологические законы: принцип корреляции Ж. Кювье, закон гомологических рядов Н.В. Вавилова, рефрены С.В. Мейена и диасеть Ю.В. Чайковского.

В популярных руководствах много говорится о разнообразии как залого устойчивости системы: в случае уничтожения каких-то элементов система может заменить их другими, аналогичными. Например, малочисленные виды экосистема держит как резерв, способный заменить доминантов при соответствующих изменениях среды. С другой стороны, понятно, что сложные системы труднее восстановить, чем простые: счеты отремонтировать легче, чем компьютер. Повышенное разнообразие складывается при нарушениях, а в стабильных сообществах разнообразие невысоко. Повышение разнообразия на организменном и популяционном уровне свидетельствует о неоптимальных условиях, состоянии стресса, из которого система ищет выход путем повышения разнообразия⁸. Специалисты пришли к выводу, что «в рамках математических моделей бесполезно искать однозначную связь между сложностью и устойчивостью»⁹.

Впрочем, понять неограниченность «пользы» разнообразия для устойчивости можно, и не прибегая к математическому моделированию и экспериментам. Разнообразие фактически отождествляется с энтропией, неопределенностью, хаосом (по крайней мере, в концепции, из которой исходит наиболее

⁸ Чайковский Ю.В. Активный связный мир: опыт теории эволюции

⁹ Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. С. 348.

популярный показатель – индекс Шеннона), а такое состояние никак не может обеспечивать целостность и устойчивость системы.

Заметим, что отказ от упрощенной трактовки связи сложности и устойчивости характерен для «современных» учебников экологии¹⁰. Как правило, связь устойчивости с разнообразием описывается унимодальной кривой: существует оптимальный уровень биоразнообразия, повышение или снижение которого приводят к уменьшению устойчивости¹¹.

Весьма непростые взаимоотношения у биоразнообразия с продуктивностью – другим хозяйственно важным свойством. Они будут обсуждаться ниже.

Нередко показатели биоразнообразия применяются для биоиндикации – оценка качества среды по состоянию живых организмов. С учетом сказанного, очевидно, что биоразнообразие редко индицирует что-либо, кроме самого себя.

Значит ли это, что изучать биоразнообразие бесполезно? Разнообразие – это свойство, связанное с самой сущностью организации экосистем¹². Теоретическое значение исследований бесспорно.

Еще одно противоречие, связанное с биоразнообразием, – это подход к его описанию. Слово «биоразнообразие» указывает на разнообразие жизни во всех ее проявлениях. Однако на страницах книг и журналов «биоразнообразие» предстает как совокупность чисел, индексов, математических моделей, что вызывает негативную реакцию у непредубежденного читателя.

Наконец, можно напомнить, что в естественнонаучных исследованиях очень приветствуется статистическая обработка результатов. Биоразнообразие – очень непростая переменная для статистической обработки.

Все эти тривиальные соображения нужно иметь в виду, излагая и обсуждая результаты своего исследования.

¹⁰ Напр., Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т.2. Пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 477 с.

¹¹ Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем// Успехи современной биологии, 2005, т. 125, №4. – С. 337-347.

¹² Алимов А.Ф. Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи биол. наук, 1993.- Т. 113, N 6.- С. 652-658.

1.2. Уровни и формы биоразнообразия

Исходя из цитированного «официального» определения биоразнообразия, принято выделять три уровня разнообразия: разнообразие внутри вида, видовое разнообразие и разнообразие экосистем. В соответствии с приведенными в Приложении к Конвенции критериями, выделяют три группы компонентов биоразнообразия: 1) экосистемы и места обитания; 2) виды и сообщества; 3) гены и геномы. Принято классифицировать биоразнообразие по трем разделам: экологическое разнообразие; генетическое разнообразие; разнообразие организменного уровня¹³. Иногда разнообразие внутри вида отождествляют с генетическим разнообразием, хотя это не совсем корректно: особи внутри вида различаются не только геномом, а генетические различия должны учитываться не только внутри вида, но и между видами.

Иногда различают разнообразие сообществ и разнообразие экосистем. Выделяют также *ландшафтное разнообразие* как объект сохранения, а, соответственно, изучения и выделения в природе¹⁴. Строго говоря, ландшафт – не биологическая система, и разнообразие ландшафтов – не биологическое разнообразие. Однако оценка ландшафтного разнообразия прочно входит в соответствующие руководства.

Как бы то ни было, центральным уровнем биоразнообразия остается видовое разнообразие. Хотя многие показатели, применяемые для видовое разнообразия, приложимы и к другим уровням.

По терминологии Р. Уиттекера¹⁵, видовое разнообразие имеет несколько форм, обозначенных им первыми буквами греческого алфавита. Последующие экологи дополнили этот ряд вверх.

Различные взгляды на природу сообществ привели к появлению уровней разнообразия, низших по сравнению с разнообразием сообществ. В частности, сообщество изучают при

¹³ Global biodiversity assessment. 1995

¹⁴ Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Структурный анализ экологических систем. Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. – Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. – С. 91-129

¹⁵ Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Мир, 1990.

помощи нескольких проб или пробных площадей (в ботанике, гидробиологии, почвенной зоологии). Значит, можно оценить разнообразие каждой пробы, а также мозаичность сообщества.

Все формы разнообразия по терминологии то же Р. Уиттекера выстраиваются в два ряда: *инвентаризационное* и *дифференцирующее* разнообразие. Инвентаризационное разнообразие – это внутренняя характеристика системы (сообщества, ландшафта), подобная площади, биомассе, продуктивности. Дифференцирующее разнообразие описывает различия между системами. Инвентаризационное разнообразие системы определяется дифференцирующим разнообразием между ее подсистемами и средним инвентаризационным разнообразием подсистем. Так, гамма-разнообразие – это произведение среднего альфа и бета-разнообразия с учетом количества выделов.

Наиболее разработанные и доступные для изучения формы – это альфа и бета разнообразие. Как правило, одни и те же материалы позволяют изучать и альфа, и бета разнообразие. Альфа разнообразие предполагает также сравнение сообществ, но чисто количественное, интенсивное, как сравнивается урожай или масса.

Таблица. Уровни видового разнообразия¹⁶

<i>Инвентаризационное</i>	<i>Дифференцирующее</i>
Точечное разнообразие – разнообразие пробной площади, микроместообитания в пределах сообщества (иногда – видовая насыщенность)	
	Мозаичное разнообразие (внутреннее бета-разнообразие)
α (альфа) - разнообразие видов внутри сообщества, или в пределах однородного местообитания	
	β (бета) - разнообразие между сообществами (местообитаниями); степень дифференцированности распределения видов, степень изменения видового состава по градиентам
γ (гамма) – общее разнообразие группы участков альфа-разнообразия, разнообразие видов в пределах надбиогеоценотической единицы (местности, ландшафта, острова)	
	Δ (дельта) - разнообразие между участками гамма-разнообразия, изменение между географическими территориями (ландшафтов, биомов, провинций и т.д.)
ϵ (эпсилон) (региональное) – общее разнообразие группы территорий гамма-разнообразия; разнообразие крупной географической территории (континенты, страны)	
ω (омега) – разнообразие Земли, понимаемое как набор всех биомов	

¹⁶ Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). - Самара: Самарский научный центр РАН, 2000.

Глава 2. Описание альфа-разнообразия и структуры сообществ

2.1. Альфа – разнообразие – свойство какого объекта?

Основное внимание в экологических исследованиях уделяется разнообразию видов в пределах биологического (экологического, биотического¹⁷) сообщества. Сообщество (ценоз, community) обычно определяется как любая группа взаимодействующих между собой популяций. Сообщество всех живых организмов составляет биоценоз, но чаще изучают его часть, относящуюся к определенной систематической группе - орнитоценоз, энтомоценоз, карабидоценоз. Поскольку факт взаимодействия показать не просто, для обозначения группы видовых популяций, встречающихся вместе, рекомендуется использовать термин «ассамблея» (assemblage)¹⁸. В русскоязычной литературе в таком смысле чаще употребляют термин «комплекс» (энтомокомплекс, ортоптерокомплекс, карабидокомплекс), «ассоциация» или «группировка» (мышевидных грызунов, прямокрылых). Популярным термином для обозначения совокупности видовых популяций какого-либо таксона в пределах биотопа становится «таксоценоз», или «**таксоцен**»¹⁹. Если члены таксоцена делят один ресурс, их можно назвать **гильдией**.

Наиболее крупные блоки биоценоза составляют растительное сообщество (фитоценоз) и животное население. **Растительное сообщество (фитоценоз)** - устойчивая совокупность существующих на относительно однородном участке земной поверхности автотрофных организмов²⁰. Для обозначения совокупности животных на таком участке используют термин «**зооценоз**». Поскольку данное слово предполагает взаимодействие

¹⁷ Гиляров А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 11. С. 29–37.

¹⁸ Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. - М.: Мир, 1988. С. 11.

¹⁹ Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол: дис. доктора биол. наук. М., 2002. 296 с.

²⁰ Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. – Кишинев, 1990.

и относительную автономность, Ю.И. Чернов²¹ рекомендовал употреблять вместо зооценоза понятие животное население (английский перевод - animal population)²². В отличие от таксоцена, термин «население» применим не только к животным, населяющим данный биотоп, но и к любой совокупности подобных группировок. Подобно тому как растительность (vegetation) – это совокупность растительных сообществ (фитоценозов) Земли или отдельных ее регионов.

От таксоценов, растительности и животного населения необходимо отличать флору и фауну. **Флора (фауна)** - исторически сложившаяся совокупность всех видов растений (животных) на данной территории (акватории). Из этого определения следует, что данное определение применимо к относительно крупной географической территории. Например, можно говорить о флоре (фауне) России, Восточно-Европейской равнины, севера Среднерусской возвышенности. Наверное, чаще всего изучаются **локальные фауны** - фауна относительно ограниченной территории, характеризующейся физико-географическим и биогеографическим единством²³. Например, можно говорить о локальной фауне – в пределах города с окрестностями, заповедника и т.д.²⁴ Т.е. о локальной фауне можно говорить в том случае, когда изучен видовой состав всех (или, как минимум, основных для данной местности) типов сообществ территории, обычно занимающей площадь с диаметром в десятки километров, на которой проводились многолетние исследования²⁵. Флоры и фауны, выделенные в соответствии с физико-географическим районированием (например, Бяратинско-Сухиничской равнины),

²¹ Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975

²² Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М., 2008

²³ Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982.

²⁴ Воронин А.Г. Локальные фауны жужилиц (Coleoptera, Carabidae) Пермского края: географические аспекты изученности // Пермский гос. нац. исследовательский университет. Географический вестник. 2006. №2. С. 135-142.

²⁵ Козырев А.В., Козьминых В.О., Есюнин С.Л. Состав локальных фаун жужилиц Урала и Предуралья // Жуки и колеоптерологи. - Режим доступа: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/lfcarrur0.htm>, 2000.

будут более естественными и целостными объектами, чем флоры и фауны административных подразделений (например, Сухиничского района). Объединенный видовой состав территориально разобщенных, но однотипных участков обозначается термином **ценофлора** (флора определенного типа ценоза, сообщества). В зоологии аналогичное понятие ценофауна употребляется редко²⁶.

Следует отметить, что некоторые авторы такого различия между фауной и животным населением не делают²⁷.

Таким образом, флора и фауна соответствует гамма-разнообразию и более крупным формам видового разнообразия. В отличие от этого, растительность и животное население изучаются на разных уровнях. Именно эти объекты наиболее доступны для исследования.

2.2. Что такое состав и структура сообществ

В качестве предмета изучения биологических сообществ часто называют **состав, структуру, организацию**. Под **структурой** понимается совокупность устойчивых связей объекта, обеспечивающих сохранение его основных свойств; инвариантный аспект системы²⁸. **Организация** – это «внутренняя упорядоченность, согласованность взаимодействия более или менее дифференцированных и автономных частей целого, обусловленная его строением».²⁹ Организация системы представляет собой набор связей между ее компонентами, который определяет принадлежность системы к определенному классу. Структура – это физическое воплощение организации, так что любая организация может быть реализована средствами разнообразных структур³⁰. Если не установлен характер связи и взаимодействия элементов,

²⁶ Напр., Смельянский И.Э. Фауна панцирных клещей (Sarcoptiformes, Oribatei) степей Северного Прикаспия. 1. Сыртовое Заволжье // Самар. Лука. 1995, N 6. С. 98-122

²⁷ Песенко Ю.А. Цит. соч.

²⁸ Философский энциклопедический словарь. – М.: Сов. энциклопедия, 1989. – С.448

²⁹ Философский энциклопедический словарь. С.448

³⁰ Капра Ф. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем. – М.: Гелиос, 2002. – 336 с.

корректнее говорить о **составе** сообщества или популяции, а не об организации или структуре.

К структуре биологических сообществ относят «всевозможные способы связей и взаимодействий между отдельными членами сообщества» и «проявляющиеся на уровне сообщества свойства, обусловленные этими взаимоотношениями»³¹. П. Джиллер предлагает анализировать структуру сообщества через число составляющих его видов и их относительное обилие. Однако, описывая структуру сообщества этими формальными показателями, эколог ориентируется на взаимодействие видов. Для обозначения набора видов и количества особей каждого вида используется термин **видовая структура**³². Соответственно, видовой состав сообщества понимается как перечень видов без учета обилия³³.

Помимо таких формальных характеристик, как видовое разнообразие и относительное обилие видов, которые описаны ниже, сообщества можно характеризовать при помощи качественных признаков. Например, это спектр жизненных форм. Под **жизненной формой** понимается обычно морфологический облик организма, отражающий его приспособленность к среде. Жизненные формы выделяются на основе морфологических и биологических признаков: типа питания, способа локомоции, ярусного преферендума. Классификация жизненных форм изложена в соответствующих работах по таксонам. В настоящее время все шире распространяется позиция, согласно которой элементами биоценоза являются биоморфы, или жизненные формы³⁴. Оценивать сходство сообществ следует не только по видовому составу, но и по спектру жизненных форм, поскольку физиономически и структурно сходные сообщества могут не иметь общих видов, а у различных сообществ (лес и луг) может быть много видов³⁵.

³¹ Джиллер П. Цит. соч. С. 13

³² Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. – 181 с.

³³ Максимов В.Н., Кузнецова Н.А. Эталон сходства: использование при сравнении состава и структуры сообществ. М.: КМК, 2013. 89 с.

³⁴ Кирпотин С.Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы // Журнал общей биологии, 2005, т. 66, №3, с. 239-250. Любарский Г.Ю. Цит. соч.

³⁵ Чернов Ю.И. 1975. Цит. соч.

Помимо жизненных форм, которые выступают как комплексная, интегральная характеристика, виды объединяются в **экологические группы** по отношению к условиям увлажнения (гигрофилы, мезофилы, ксерофилы), кислотности, предпочитаемому биотопу (лесные, луговые, болотные), типу питания и т.д. В сводках по хорошо изученным таксонам нередко можно найти экологическую характеристику каждого вида. Конечно, данный подход применим с ограничениями. Во-первых, любая типизация вида по экологическим признакам условна, что отражено в принципе экологической индивидуальности Л.Г. Раменского. Во-вторых, экологические характеристики видов нередко составлены в другом регионе (например, Западная и Центральная Европа), и в районе исследования могут не соответствовать действительности (вспомним принцип зональной смены стадий Г.Я. Бей-Биенко). Но даже приложение тривиальной классификации экологических групп может дать интересные результаты. Например, преобладание луговых видов в лесу может поставить вопрос о смене стадий либо отражать историю формирования биogeоценоза. Сообществу свойственно долго сохранять в своем составе экологические элементы прошлых стадий сукцессии, оно обладает «экологической памятью»³⁶. Особый интерес представляет анализ соотношения аборигенных (местных) и **адвентивных** (занесенных человеком) видов. Важный индикатор состояния таксоценоза — доля **синантропных** (связанных с деятельностью человека) видов, в число которых включаются адвентивные виды и некоторые аборигенные виды — апофиты (в случае растений)³⁷. Анализируется также соотношение ценофильных (связанных с сообществом определенного типа) и ценофобных виды. Видовое разнообразие, вызванное большим количеством адвентивных, ценофобных, синантропных видов,

³⁶ Мордкович В.Г. 1973. Зоологическая характеристика примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири // Зоологический журнал. Т. ЛII. Вып. 9. С. 1321–1329.

³⁷ См. Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). – Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2005. 65 с. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности: Учебник. - М.: Логос, 2002.- 264 с. Клауснитцер Б. Экология городской фауны: Пер. с нем. М., 1990.

свидетельствует о трансформации и, как правило, неустойчивости сообщества. Таким образом, анализ соотношения экологических групп помогает приблизиться к пониманию реальной структуры сообщества.

Кроме того, интерес представляет пространственная – горизонтальная и вертикальная – структура сообществ. Распределение видов по ярусам, синузиям, парцеллам, микроценозам, микробиотопам.

2.3. Некоторые допущения перед измерением разнообразия: оценка обилия и статуса видов в сообществе

Измерение видового разнообразия сообщества даст адекватный результат в том случае, если мы правильно выделим, «отпрепарируем» объект исследования – сообщество или таксоцен. Это предполагает несколько требований:

1. Определение границ сообщества в пространстве.
2. Выбор адекватного метода учета и показателя значимости видов в сообществе
3. Оценка миграционного статуса видов в сообществе.

По местообитанию, хотя впоследствии границы могут уточняться. Адекватный масштаб исследования.

Пространственные границы сообщества принято определять по биотопу (англ. biotope, нем. biotop) или экотопу³⁸. Биотоп сам определяется через биоценоз, и его единственным работающим признаком которого являются относительно однородные специфические условия³⁹. Понимание однородности зависит от опыта и теоретических представлений исследователя.

Подробнее остановимся на втором и третьем условиях.

Показатели значимости видов в сообществе могут выражать:

- численное обилие;
- биомассу;
- активность или вклад вида в функционирование сообщества, измеряемый как продукция или дыхание.

³⁸ Дедю И.И. Цит. соч.

³⁹ Биология. Большой энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров.- М.: Большая Российская энциклопедия, 1998.

Наиболее экологически значимым принято считать третий показатель⁴⁰. Однако его измерение в целом более затруднительно. Если биомасса или активность вычисляется на основе численного обилия, ошибка возрастает. Биомасса может сильно варьировать за счет случайного отлова крупных особей. Считается, что распространенные методы оценки численного обилия отражают активность видов⁴¹.

В свою очередь, численное обилие (или просто обилие) может выражаться в разных показателях:

- число учтенных особей в выборке;
- плотность - число особей на единицу площади или объема;
- число особей, нормированное на определенную учетную единицу.

Последний показатель определяется как **динамическая плотность** – число особей, пересекающих в единицу времени линию определенной длины⁴² – или **уловистость** – количество особей животных, попадающих в орудие лова за единицу времени⁴³. Естественно, динамическая плотность зависит не только от плотности, но и от активности животных, которая определяется биологическими особенностями организма (вид, пол, возраст) и условиями среды (температура, влажность, кормовая база). Эти сведения можно считать достаточными для сравнения населения видов в разных биотопах, для изучения суточного и сезонного хода. В отечественных работах уловистость обычно измеряется в числе особей на определенное число учетных единиц (100 ловушко-суток, 100 м канавы и т.д.), в результате чего получаются дробные числа (3,67 экз. на 100 взмахов).

Правильная организация исследования предполагает одинаковое число учетных единиц во всех вариантах (например, 30 ловушек в течение 180 дней, или 5 площадок площадью 1 кв.м каждая). Нелинейная зависимость уловистости от числа учетных

⁴⁰ Уиттекер Р. Цит. соч.

⁴¹ Напр., Loreau M.

⁴² Гиляров М.Г. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. М., 1987. С. 9-25.

⁴³ Дедю И.И. Цит. соч. Некоторые авторы понимают под уловистостью свойство метода, долю учтенных особей от их общего числа. Напр., Чернышев В.Б. Экология насекомых. М., 1996.

единиц. Многие методы измерения разнообразия работают только с данными, выраженными целыми числами. Поэтому для описания сообществ лучше использовать число особей (обязательно описывая методику исследования).

Оценка **миграционного статуса видов** прямо связана с оценкой их вклада, поскольку не все встреченные виды суть полноправные члены сообщества. Связь вида с местообитанием может быть более или менее тесной: одни виды проводят весь жизненный цикл в данном местообитании, другие здесь только зимуют или питаются в течение ограниченного срока, третьи попадают случайно. Разумеется, резидентные (осёдлые) виды говорят о структуре сообщества больше, чем мигранты или спорадические виды. Соответственно, для каждого вида можно выделить жилые и проходные (транзитные) биотопы (станции). Миграционный статус вида можно оценить по полноте демографического спектра: резидентами следует признавать виды, представленные в данном местообитании всеми возрастными и половыми группами, с закономерной сезонной сменой⁴⁴. А оценка состояния ценопопуляции растений по типу онтогенетического спектра широко распространена в практике⁴⁵.

2.4. Индексы альфа-разнообразия⁴⁶

Разнообразие – понятие сложное, комплексное, и шкала отсчета для разнообразия зависит от интуитивных представлений

⁴⁴ Макаров К.В., Маталин А.В. Локальная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтонья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвящённый 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. Москва-София: Т-во научных изданий КМК – PENSOFT Pbl. 2009. С. 353–374. Маталин А.В. Жизненные циклы жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западной Палеарктики: автореф. дис. доктора биол. наук 03.02.08. – М., 2011. – 46 с.

⁴⁵ См. Сохранение и восстановление биоразнообразия. М.: Изд-во НУМЦ, 2002. С. 82-84.

⁴⁶ Помимо цит. на с., использованы также: Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение: Пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – 184 с. Песенко Ю.А. Цит. соч.

исследователя.⁴⁷ Поэтому далее Вы найдете несколько разных индексов, а еще больше формул здесь не приводится.

Наиболее очевидный показатель видового разнообразия и один из важнейших признаков сообщества – это **видовое богатство (species richness)**, под которым обычно понимается число видов (S – от species). Однако исследователь имеет дело с выборкой, не располагая полным списком видов. Поэтому нередко используется видовая плотность – число видов на единицу площади или объема – и нумерическое видовое богатство – число видов на определенное число особей.

В некоторых исследованиях видовое богатство биотопа определяется путем взятия нескольких проб. Например, несколько пробных площадей для изучения флоры луга, несколько кубов почвы для изучения почвенной мезо- и микрофауны. Видовое богатство одной пробы называется **видовой насыщенностью**. Она характеризует точечное разнообразие.

Некоторые индексы видового богатства основаны на соотношении числа выявленных видов (S) и общего числа особей всех видов (N):

индекса видового богатства Маргалефа:

$$D_{Mg} = \frac{S - 1}{\ln N};$$

индекса видового богатства Менхеника:

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}.$$

Выявленное число видов зависит от количества изученных особей, количества учетных единиц, площади и продолжительности исследования. Выявление полного видового состава – нетривиальная задача⁴⁸. Она осложняется зыбкостью представлений о границах сообщества. Если с пространственными границами можно определиться, то границы во времени сложнее. Например, сборы в одном и том же месте через 5 лет характеризуют то же или другое сообщество? А через 10 лет? Очевидно, что в одной точке

⁴⁷ Розенберг Г.С. Несколько слов об индексе разнообразия Симпсона // Самарская Лука. 2007. Т. 16. №3. С. 581-584

⁴⁸ См. Песенко Ю.А. Цит. соч.

можно выявить весь региональный пул видов, а с учетом изменения ареалов существует вероятность встречи и совсем новых видов. С другой стороны, известны существенные многолетние флуктуации в обилии доминантов. Очевидна лишь нижняя временная граница для исследования сообществ: оно должно учитывать весь спектр сезонных изменений, т.е. проводиться в течение года или безморозного периода. Либо в течение более короткого периода, если есть обоснованное предположение о его репрезентативности.

Видовое богатство зависит от объема выборки, поэтому для сравнения неравночисленных выборок применяется **метод разрежения (rarefaction)** – пересчет количество видов на заданный (меньший, чем в опыте) объем выборки. Впрочем, некоторые специалисты сомневаются в эффективности этого метода⁴⁹.

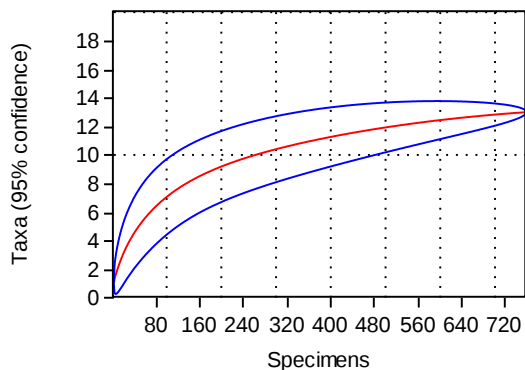


Рис. Кривая разрежения (rarefaction curve). Зависимость видового богатства – числа таксонов (taxa) от объема выборки – числа особей (specimens). График построен в программе Past version 2.09

Однако видовое богатство (species richness) представляет собой только один аспект видового разнообразия (species diversity). Например, имеются две выборки: в каждой по 100 особей, относящихся к 10 видам. В первой выборке каждый вид представлен 10 особями, во второй выборке один вид представлен 91 особью, остальные девять видов – по одному экземпляру⁵⁰. Какое

⁴⁹ Песенко Ю.А. Цит. соч.

⁵⁰ Одум Ю. Экология. — Пер. с англ. — М.: Мир, 1986

сообщество разнообразнее? Очевидно, что первое. Т.е. помимо видового богатства видовое разнообразие определяется **выравненностью** (evenness) – равновозможностью (equitability), с которой особи распределены по видам.

Формально выравнивание можно определить как отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному при данном числе особей и числе видов.

$E \in [0, 1]$, причем $E = 1$ при равном обилии всех видов

Выравнивание можно вычислить из различных индексов разнообразия, основанных на относительном обилии видов, поэтому в тексте необходимо указывать, по какой формуле рассчитывался показатель (или давать адекватную ссылку).

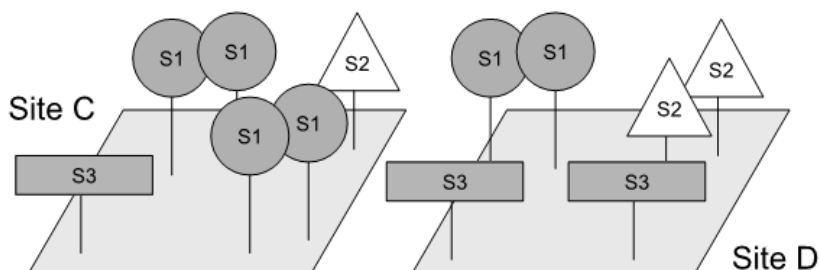


Рис. Схема сообществ с одинаковым видовым богатством и численным обилием, но разной выравниванностью⁵¹

Выделяют две группы таких индексов, основанных на относительном обилии видов. Первая группа - *меры доминирования (концентрации)*. Доминирование с точки зрения многих биологов – неудачный показатель, который предполагает влияние вида на другие члены сообщества⁵², однако прочно вошел в литературу. Чем больше мера доминирования, тем меньше выравниванность и, соответственно, видовое разнообразие. Поэтому в качестве показателей разнообразия обычно используют величины, обратные мерам доминирования. Для их расчета могут использоваться

⁵¹ Kindt R. and Coe R. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre.

⁵² Песенко Ю.А. Цит. соч.

данные, выраженные не в числе особей, а в иных показателях (уловистость, масса, проективное покрытие и т.д.).

Простейшая мера доминирования - **индекс Бергера – Паркера**. Он выражает относительную значимость наиболее обильного вида:

$$d = \frac{N_{\max}}{N},$$

где $N_{\max}$ – число особей самого обильного вида.

Как показатель разнообразия используется величина, обратная индексу Бергера – Паркера $1/d$.

Считается, что этот индекс независим от количества видов⁵³, но на него влияет объем выборки.

Индекс Симпсона основан на относительной значимости всех видов. Индекс Симпсона описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества, к разным видам⁵⁴ формулой:

$$D = \sum p_i^2, \text{ где } p_i - \text{доля особей } i\text{-го вида.}$$

Для выборки индекс рассчитывается как:

$$D = \sum \left(\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right),$$

где n_i – число особей i -го вида, а N – общее число особей. Величина индекса находится в пределах от 0 до 1.

Данный индекс используется для оценки словарного запаса («индекс Юла»), при осуществлении антимонопольной политики и т.д.

Величина, обратная индексу Симпсона, носит название «**индекс полидоминантности**»⁵⁵:

$$S_\lambda = 1/D, \\ S_\lambda = \frac{N(N - 1)}{\sum n_i(n_i - 1)},$$

⁵³ Лебедева Н.В. и др. Цит. соч.

⁵⁴ Мэгарран Э. Цит. соч.

⁵⁵ В различной литературе обозначения этих индексов неодинаковые, иногда индексом Симпсона называют D индексом полидоминантности, иногда – вероятность межвидовых встреч.

где $i = 1, 2, 3, \dots, S$; $S_\lambda \in [1; \infty]$.

Индекс полидоминантности рекомендуется целым рядом исследователей в качестве оптимальной меры биоразнообразия.

Относя полидоминантность к числу видов, можно рассчитать выравненность:

$$E = S_\lambda / S$$

Еще одна форма, в которой используется индекс Симпсона, - это его дополнение до единицы $(1 - D)$. Эта величина носит название «**вероятность межвидовых встреч**» (PIE – probability of interspecific encounter) и варьирует от 0 до 1. Она очень чувствительна к присутствию в выборке наиболее обильных видов, но слабо зависит от видового богатства.

Достаточно широко применяется индекс доминирования и выравненность на основе меры *разнообразия Макинтоша*. Индекс Макинтоша рассчитывается как квадратный корень из суммы квадратов обилий видов:

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}, \text{ где}$$

n_i – обилие i -го вида.

Соответственно, индекс доминирования:

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}},$$

выравненность:

$$E = \frac{N - U}{N - N / \sqrt{S}}.$$

Вторая группа индексов, учитывающих относительное обилие видов, - **информационно-статистические индексы**. Их использование основано на отождествлении разнообразия с информацией и неопределенностью. Неопределенность будет максимальной, когда все события (N) будут иметь одинаковую вероятность наступления ($p_i = n_i/N$). Она уменьшается по мере того, как частота некоторых событий возрастает по сравнению с другими, вплоть до достижения минимального значения (нуля), когда остается одно событие и есть уверенность в его наступлении. Если обилие видов максимально выровнено, то у нас нет никакого предположения относительно того, к какому виду будет относиться

особь, случайно извлеченная из выборки. Напротив, если в сообществе преобладает один вид, то вероятность, что случайно извлеченная из выборки особь будет принадлежать к этому виду, высока. Соответственно, чем больше неопределенность, тем больше информации нам дает каждое испытание. Наиболее популярен среди информационно-статистических индексов (и вообще среди индексов видового разнообразия) **индекс Шеннона**. В экологии применение этого индекса связано с именами Р. Мак-Артура и Р. Маргалефа (50-е гг. XX в.).

Индекс Шеннона рассчитывается по формуле:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i,$$

где величина p_i – доля особей i -го вида.

В выборке истинное значение p_i неизвестно, но оценивается как отношение числа особей i -го вида в выборке к общему числу особей всех видов в выборке n_i/N .

При расчете индекса Шеннона часто используется двоичный логарифм, но приемлемо также использовать и другие основания логарифма (десятичный, натуральный)

Индекс Шеннона обычно варьирует в пределах от 1,5 до 3,5, очень редко превышая 4,5.

Индекс разнообразия Шеннона – выборочный показатель, который доступен для статистического оценивания. Так, дисперсию индекса Шеннона ($VarH'$) рассчитывают по формуле:

$$VarH' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - \left(\sum p_i \ln p_i\right)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}.$$

Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона используют параметрический критерий Стьюдента:

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{\sqrt{(VarH'_1 + VarH'_2)}}.$$

Число степеней свободы определяется по уравнению:

$$df = \frac{(VarH'_1 + VarH'_2)^2}{(VarH'_1)^2 / N_1 + (VarH'_2)^2 / N_2},$$

где N_1 и N_2 – общее число видов в двух выборках.

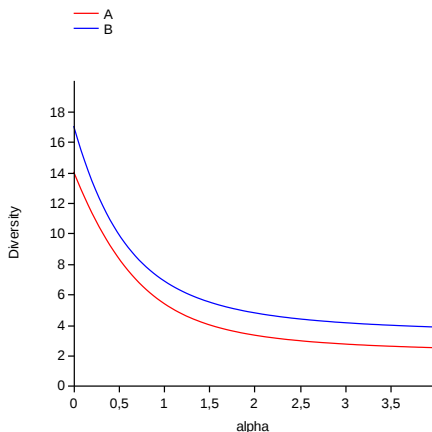
Затем по стандартным таблицам распределения Стьюдента можно найти уровень значимости p – вероятность того, что выборки принадлежат одной генеральной совокупности.

На основе индекса Шеннона можно вычислить показатель выравненности E (индекс Pielou):

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

Если значения индекса Шеннона рассчитать для нескольких выборок, то полученное распределение величин подчиняется нормальному закону. Это дает возможность использования параметрических методов статистики, позволяющих оценить значимость различия разнообразия двух сообществ.

Для визуального сравнения нескольких сообществ по разным аспектам разнообразия применяются **профили разнообразия Реньи (renyi diversity profile)**. Чем выше начинается профиль, тем выше видовое богатство, и чем ближе профиль к горизонтальной линии, тем выше выравненность сообщества. Если профили для разных сообществ пересекаются, их невозможно однозначно упорядочить по видовому разнообразию⁵⁶ (рис.).



⁵⁶ Kindt R. and Coe R. 2005. Op. cit.

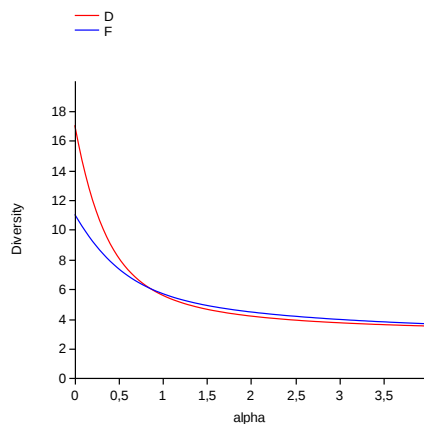


Рис. Профили разнообразия Реньи.

2.5. Оценка статистической значимости индексов разнообразия

Вычислить индексы разнообразия легко. Но вот что с ними делать дальше? Допустим, выравненность одного сообщества составила 0,65, другого – 0,70. Можно ли говорить, что второе сообщество более разнообразно?

Практически всегда исследователь сравнивает разнообразие двух или более сообществ по выборкам, отражающим сообщество как генеральную совокупность с той или иной степенью случайности. Это значит, что необходима статистическая оценка различий.

Проще всего, когда имеется ряд измерений разнообразия (взято несколько параллельных проб). В этом случае для каждого ряда можно рассчитать некоторые статистики (среднее и стандартное отклонение, или медиану и сумму рангов) и воспользоваться каким-то статистическим критерием. Такая ситуация наблюдается при исследовании почвенной и водной фауны. Но гораздо чаще никаких повторностей нет, и возникает задача сравнить две единицы. Как сказано выше, индекс Шеннона сам является статистическим показателем и позволяет проводить статистическое оценивание «без повторностей».

В настоящее время для решения таких задач все шире применяется **ресамплинг (ресэмплинг - resampling)**⁵⁷. В отличие от классической статистики, он основан на извлечении псевдповторностей из самой эмпирической выборки (генерации псевдовыборок, размножении выборок). Это своего рода экспериментирование с исходными данными, моделирование данных. Остальная процедура анализа совпадает с классическим анализом: статистические выводы также базируются на классических доверительных интервалах и р-значениях. Методы ресамплинга выполняют обработку различных фрагментов исходного массива эмпирических данных, как бы поворачивая их разными гранями и сопоставляя полученные таким образом результаты. Эти методы реализованы, в частности, в программах Past и R, описанных ниже.

Ресэмплинг объединяет такие методы, как jackknife, bootstrap, permutation. Идея исторически первого метода "складного ножа" (**jackknife**) заключалась в том, чтобы последовательно исключать из имеющейся выборки по одному наблюдению, обрабатывать всю оставшуюся информацию и предсказывать результат в исключенной точке. Основная идея бутстрепа (**bootstrap**)⁵⁸ состоит в том, что методом Монте-Карло (статистических испытаний) многократно извлекаются выборки из эмпирического распределения на основе генератора псевдослучайных чисел. Таким образом, становится возможным проводить точечное и интервальное оценивание статистических параметров и индексов разнообразия. **Рандомизация** (перестановочный тест, **permutation**) позволяет вычислить уровень значимости различия между группами на основании многократных случайных перестановок

⁵⁷ Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. - Тольятти: «Кассандра», 2013. - 305 с.

<http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A32/Starb.pdf>, Шитиков В.К. Статистические методы ресамплинга: рандомизация и бутстреп // <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A32/Stare.htm>, Шитиков В. К. Использование рандомизации и бутстрепа при обработке результатов экологических наблюдений // Принципы экологии. 2012. № 1. С. 4–24 <http://ecopri.ru/journal/article.php?id=481>

⁵⁸ Согласно распространенной версии, название метода можно интерпретировать как вытягивание себя за шнурки от ботинок

значений между выборками при сохранении объема исходных выборок. Доля испытаний, в которых статистика псевдовыборок больше или равна статистике реальных выборок, и представляет собой уровень значимости, вероятность случайного возникновения различий. Например, пусть сообщество А имеет более высокий индекс разнообразия, чем сообщество В. Генерируется 1000 случайных пар выборок с тем же числом особей, что в исходной паре, вычисляется разность индексов разнообразия для каждой пары псевдовыборок. Число случаев, в которых разность индексов разнообразия для псевдовыборок больше или равна разности индексов разнообразия для реальных выборок, и есть уровень значимости.

2.6. Ранговые распределения видовых обилий

Наиболее полное описание видовой структуры сообществ обеспечивают **ранговые распределения видовых обилий (SAD – species abundance distribution)**. В любом сообществе виды можно ранжировать (упорядочить) от самого многочисленного к самому редкому. Графические это наиболее удобно представить следующим способом. По оси абсцисс откладывается ранг вида (самый многочисленный вид получает ранг 1, второй по обилию – ранг 2 и т.д.), по оси ординат – обилие вида (число особей), при этом ось ординат чаще приводится в логарифмической шкале.

Конечно, форма кривой «ранг – обилие» индивидуальна для каждого сообщества, однако разработано несколько математических моделей, описывающих убывание обилия видов с увеличением ранга.

Модели получили экологическую интерпретацию. В моделях присутствует показатель разнообразия.

Геометрическое распределение И. Мотомуры (Preemption) предполагает, что обилие вида убывает в геометрической прогрессии. Т.е. обилие каждого вида можно рассчитать, зная его ранг и обилие самого многочисленного вида.

$$n_i = Nk(1-k)^{i-1} = n_1 c^{i-1}, \text{ где}$$

n_1 – обилие самого многочисленного вида

N - обилие всех видов

Поэтому график отображается прямой линией (если ось абсцисс – в линейной шкале, а ось ординат – в логарифмической шкале). Модель характеризуется константой геометрической прогрессии и обилием самого многочисленного вида.

С содержательной стороны геометрическое распределение описывает т.н. гипотезу преимущественного захвата, или перехвата, ниш: самый конкурентоспособный вид захватывает определенную долю пространства ниши, второй вид – такую же долю от оставшегося пространства и т.д.

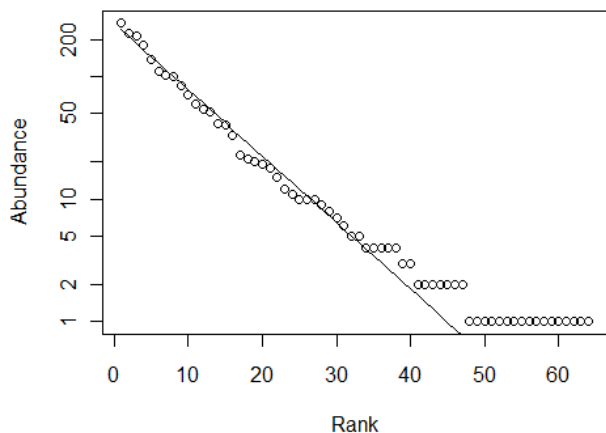


Рис. Модель геометрического распределения. Соответствует эмпирическим данным, если исключить «хвост» из редких видов.

Логнормальное распределение Ф. Престона (Preston's) предполагает, что большинство видов имеет среднее обилие, как доминирующих, так и единичных видов мало. Кривая «ранг – обилие» в этой модели приближается к S-образной форме. Однако чаще график строят в иной форме: по оси абсцисс откладывают классы обилия видов в логарифмическом масштабе – октавы, - а по оси ординат – число видов в данной октаве. График приближается к нормальной кривой (на практике левая часть этой кривой значительно обрезается).

Распределение обычно записывается в форме:

$$S_R = S_{mo} e^{-R^2/2\sigma^2}, \text{ где}$$

S_R – теоретическое число видов в октаве, расположенной в R октавах от модальной октавы (октавы, к которой принадлежит наибольшее число видов); S_{mo} – число видов в модальной октаве; σ – стандартное отклонение теоретической лог-нормальной кривой, выраженное в числе октав.

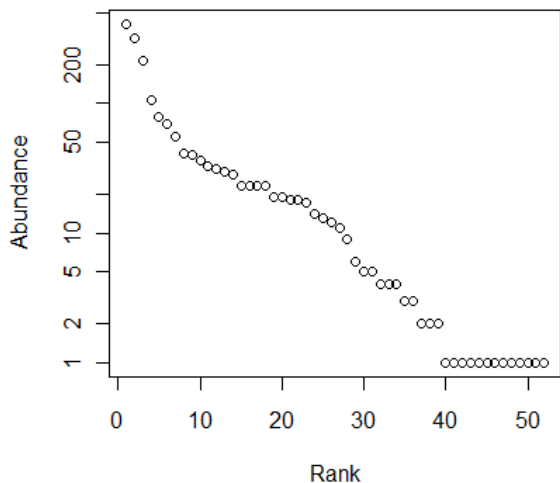


Рис. Кривая ранг – обилие, соответствующая логнормальной модели.

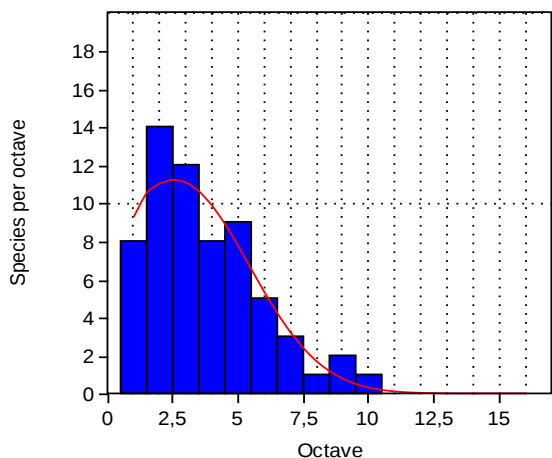


Рис. Распределение видов по октавам. Линия – логнормальная модель, столбцы – фактические данные.

Логарифмическое распределение Р. Фишера (Fischer) предполагает большое количество редких видов и малое число обильных видов. Распределение частот видов описывается следующей последовательностью:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3} \dots \frac{\alpha x^n}{n},$$

где αx – число видов, представленных одной особью, $\alpha x^2/2$ – число видов, представленных двумя особями и т. д.

Число видов S и общее число особей N связаны между собой зависимостью $S = \alpha \ln(1 + N / \alpha)$. Параметр модели α используется как индекс разнообразия.

Параметр логарифмического распределения альфа используется как показатель видового разнообразия. Гипотеза случайных границ между нишами, или минимального преимущества вида, выражается в

Модель «разломанного стержня» (broken stick) Р. Мак-Артура предполагает, что обилие вида полностью определяется его рангом, числом видов и общим числом особей:

$$n_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S - i + 1}$$

Модель не содержит никакого параметра, поэтому еще именуется нулевой моделью (Null).

Предполагается, что ниши разделены случайно, не перекрываются, но тесно прилегают друг к другу, как если бы произошло случайное и одновременное разламывание стержня на S кусков.

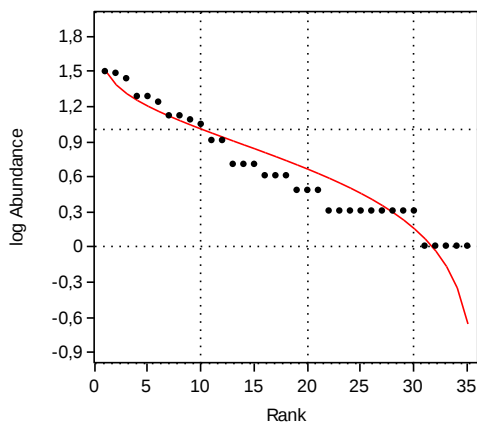


Рис. Распределение «разломанного стержня».

Помимо этих классических моделей, широкое распространение получает распределение Ципфа – Мандельброта, постулирующее фрактальность изучаемого явления.

В классической экологии считается, что ранговое распределение видов отражает характер организации сообщества: конкуренцию, распределение ресурсов⁵⁹. Принято полагать, что логнормальное распределение свойственно многовидовым зрелым сообществам, складывающимся под воздействием большого количества факторов. В таком случае при антропогенном воздействии может наблюдаться отклонение от логнормальной модели. Геометрическое распределение принято связывать с бедными маловидовыми сообществами, нередко на ранних стадиях сукцессии, хотя некоторые авторы считают эту модель основной, выводя из нее другие типы кривых⁶⁰. Логарифмическое распределение проявляется в небольших выборках или в сообществах, структуру которых определяют один или несколько факторов.

Развитие науки показывает, что не существует однозначного соответствия моделей рангового распределения эмпирическим данным. Тем не менее, кривые рангового распределения – очень удобный способ показать структуру сообщества. Анализ ранговых распределений остается перспективной задачей экологии⁶¹.

2.7. О концепциях, объясняющих разнообразие сообществ

Что определяет видовое разнообразие? Ниже перечислены некоторые эмпирические закономерности (правила), которые объясняют различия в разнообразии сообществ⁶². Эти правила проявляются далеко не всегда. Поэтому они могут стать рабочими гипотезами, которые подтвердятся или не подтвердятся в результате исследования.

⁵⁹ Песенко Ю.А. Цит. соч. Уиттекер Р. 1980. Левич А.П. Цит. соч.

⁶⁰ Андреев А.В. Цит. соч.

⁶¹ McGill B.J. et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecology Letters. 2007. Volume 10. Issue 10. P. 995–1015.

⁶² По источникам: Дедю И.И. Цит. соч. Розенберг Г.С. и др. Цит. соч. Бродский А.К. Цит. соч. Протасов А. А. Цит. соч.

Закон разнообразия Жаккара: чем выше разнообразие среды, тем выше видовое богатство растений⁶³. Для гидробионтов известен 1-й закон А. Тинемана: чем разнообразнее условия существования в пределах биотопа, тем больше видов в биоценозе. Высказывается также мнение, что максимальное разнообразие наблюдается при среднем уровне пространственной гетерогенности среды, поскольку слишком высокая гетерогенность не дает однородных участков, достаточных для выживания популяций. Стабильность благоприятствует разнообразию. Связь видового разнообразия животных и растений: возрастает число видов, связанных с малочисленными растениями, но уменьшается число видов, связанных с доминантами⁶⁴.

Биоценотический принцип А. Тинемана (правило компенсации Ю.И. Чернова): при ухудшении условий среды число видов уменьшается, зато те немногочисленные виды, которые сохраняются, увеличивают свою численность. Очень близка формулировка правила Р. Крогеруса: В биотопах с экстремальными условиями доминируют узкоспециализированные виды, представленные большим числом особей. Принцип А. Тинемана справедлив для определенного таксоцена, а не всего биоценоза⁶⁵.

Экотонный (краевой, опушечный) эффект: повышенное видовое разнообразие складывается на границе сообществ⁶⁶. Экотон в современной экологии и ландшафтоведении понимается очень широко – от границы между лесом и лугом до границы природных зон, материков и океанов, да и сама биосфера рассматривается как экотон. Огромное количество экотонов связано с антропогенной деятельностью, нередко урбанизированная среда понимается как система экотонов. Традиционно экотон понимается как область пересечения двух систем. Однако существует также концепция барьеров как активных биогеоценологических структур, первичных, определяющих существование межбарьерных ландшафтов⁶⁷.

⁶³ Об измерении разнообразия среды см. Мэггаран Э. Цит. соч.

⁶⁴ Андреев А.В.

⁶⁵ Чернов Ю.И. 2008. Цит. соч.

⁶⁶ См. Неронов В.В. Развитие концепции экотонов и их роль в сохранении биологического разнообразия // Успехи современной биологии, 2001, т. 121, №4. – С. 323-336

⁶⁷ Стебаев И.В. Об иерархическом строении систем биогеоценозов суши // Математическое моделирование в экологии. М., 1978. С. 52-64.

Впрочем, экотонный эффект наблюдается далеко не всегда. Существует даже правило минимума видов Ремане - парадокс солоноватых вод, согласно которому минимум разнообразия морских и пресноводных видов животных наблюдается, как правило, в экотонной зоне.

Гипотеза промежуточного нарушения Джозефа Коннелла (intermediate disturbance hypothesis): максимальное разнообразие складывается в условиях промежуточного нарушения (по масштабу, частоте)⁶⁸. Умеренные нарушения прерывают процесс конкурентного исключения, поэтому высокое видовое разнообразие складывается в состоянии неравновесия. Модель хорошо описывает динамику разнообразия по градиенту как природных, так и антропогенных нарушений. Примеры природных нарушений: деятельность ветра, русловые процессы, лесные пожары, деятельность животных (зоогенный фактор). Примеры антропогенных нарушений: вырубки, пожары, пахота, выпас скота, сенокос, химическое загрязнение. Само понятие нарушения зависит от масштаба.

Возможно, более общий характер имеет гипотеза унимодального ответа биоразнообразия на изменения разнообразия абиотических факторов⁶⁹.

Избирательное хищничество (в широком смысле, включая выедание растений фитофагами) повышает биоразнообразие⁷⁰.

Разнообразие сообщества и **продуктивность** среды, по современным представлениям, связаны унимодальной зависимостью. При рассмотрении узкого диапазона условий можно наблюдать линейную связь⁷¹.

Классическими темами остается изучение островного эффекта и динамики биоразнообразия в ходе сукцессии.

⁶⁸ Connell J.H. Diversity in tropical rainforests and coral reefs // Science. 1978. vol. 199. P. 1302-1310

⁶⁹ Протасов А.А. Цит. соч.

⁷⁰ См. Бигон М. и др. Цит. соч.

⁷¹ Протасов А.А. Цит. соч. Бигон М. и др. Цит. соч. Гиляров А.М. Связь биоразнообразия с продуктивностью – наука и политика // Природа. 2001. №2. С. 20-24.

2.8. Теоретические представления о структуре сообществ

Классическое представление о структуре сообществ – это теория **конкурентно-равновесного сообщества**. Равновесное состояние сообщества организуется через конкурентные взаимодействия при ограничении ресурса (May, 1974). Сосуществование видов основано на сегрегации экологических ниш: сосуществующие виды различаются своим отношением к окружающей среде. Основополагающая закономерность – это принцип *конкурентного исключения* Г.Ф. Гаузе. В современной формулировке он означает, что количество видов одного трофического уровня, живущих вместе, не может превышать числа лимитирующих их ресурсов, или числа специализированных хищников⁷². Принцип плотной упаковки (дифференциации) экологических ниш Р. Мак-Артура⁷³. *Правило Хатчинсона* о сосуществовании близких видов, различающихся размерами пищедобывательных структур. Большая часть исследований в области экологии сообществ в качестве основного подхода использует именно концепцию ниши. Механизмы пространственно-временной дифференциации могут быть различны: биотопическое распределение, микростацальное распределение, сезонные различия, различия в суточной активности, линейные размеры, связанные с пищевой специализацией⁷⁴. Современное программное обеспечение позволяет исследовать упаковку экологических ниш – по распределению видов в градиенте фактора среды. Необходимо отметить, что факт пространственно-временной дифференциации видов еще не говорит о существовании конкуренции между ними: сегрегация может быть вызвана и иными факторами, абиотическими и биотическими. Увеличение видового

⁷² Гиляров А.М. 2007. Цит. соч.

⁷³ Розенберг Г.С. и др. Цит. соч.

⁷⁴ См. Маталин А.В. Особенности пространственно-временной дифференциации жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в степной зоне // Зоологический журнал. 1997. Т. 76. № 9. С. 1035–1045. Трушицына О.С. Пространственное распределение и реализация жизненных циклов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в мозаике пойменных лугов юга Мещерской низменности: автореф. дис.: . канд. биол. наук. – М., 2010. – 23 с.

разнообразия в рамках этой парадигмы возможно за счет диапазона ресурса, ширины ниш, степени перекрыwania ниш

Альтернативная точка зрения – **концепция нейтральности** в биологических сообществах. Наиболее популярный вариант – модель (unified neutral theory of biodiversity and biogeography UNTB), предложенная американским экологом С. Хаббелом (Stephen P. Hubbell). Нейтральность в данном контексте означает равные вероятности рождения, гибели, миграции и видообразования в расчете на одну особь для сосуществующих видов. Сообщество сформировано расселением, а не расхождением по нишам. Состав локального сообщества определяется не конкурентными отношениями, а случайным заселением тех или иных видов из регионального метасообщества и вымиранием. При этом в сообществе существует некоторое конечное количество мест, которые могут быть заняты особями. И если численность какого-то вида возрастает, это значит, что численность других видов снижается.

Концепция нейтральности в некоторой степени соответствует неклассической парадигме науки. Вместо детерминистических, каузальных – стохастические представления.

Концепция нейтральности получила популярность в 2000-х гг., однако сомнения в универсальности конкуренции высказывались и в классический период экологии. Так, в 60-е гг. XX в. создана модель островной биогеографии Р. Мак-Артура и Э. Уилсона, в которой равновесное число видов на острове определяется соотношением скорости вселения и скорости вымирания, а конкуренция не учитывалась. Планктонный парадокс Хатчинсона, парадокс богатства почвенной фауны⁷⁵. Индивидуалистическая концепция Л.Г. Раменского и Г. Глизна в ботанике. Принцип *сосуществования* П. Де Бура (den Boer): таксономически близкие виды близки и экологически, они должны сосуществовать⁷⁶.

⁷⁵ Ганин Г.Н. Некоторые правила организации сообщества педобионтов (на примере мезофауны Приамурья)// Известия РАН, серия биологическая, 2006, №5, с. 613-623.

⁷⁶ Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. - М.: Т-во научн. изд. КМК, 2004. – 112 с.

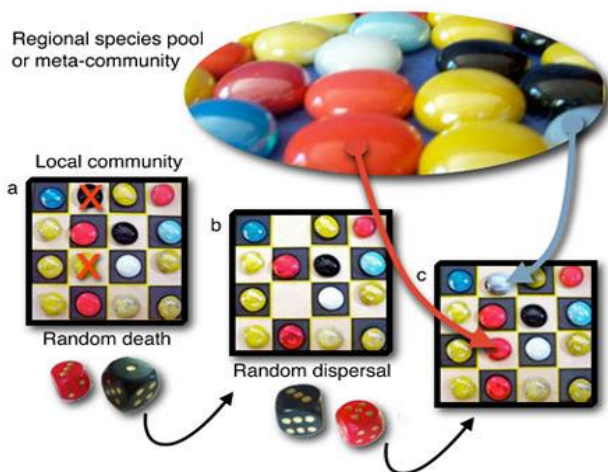


Рис. Схема формирования сообществ в концепции С. Хаббела⁷⁷.

В современной экологии достаточно активно идет поиск примиряющей позиции. В частности, Р. Chesson⁷⁸ развил представление о наличии двух механизмов сосуществования видов – выравнивания и стабилизации. Выравнивание – сближение видов по своим демографическим характеристикам. Стабилизация – разделение ниш, результатом чего является усиление внутривидовой конкуренции по сравнению с межвидовой. Экологи в России в целом не собираются отказываться от представления о конкуренции. По мнению Е.А. Шварца, решение вопроса зависит от масштаба: при более дробном делении местообитаний – принцип исключения, при более генерализованной схеме – принцип сосуществования. Даже для почвенных животных – коллембол существуют конкурентные отношения⁷⁹

⁷⁷ Harpole, W. (2012) Neutral Theory of Species Diversity. *Nature Education Knowledge* 3(10):60 <http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/neutral-theory-of-species-diversity-13259703>

⁷⁸ Гиляров А.М. 2007. Цит. соч.

⁷⁹ Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол: дис. доктора биол. наук. М., 2002. 296 с.

Глава 3. Бета-разнообразие и сходство сообществ

3.1. Оценка бета-разнообразия

При сравнении двух или нескольких сообществ возникает задача оценить различия в видовом составе. Дифференцирующее разнообразие оценивает степень различия видового состава сообществ, вызванное градиентом среды или какими-либо другими факторами дифференциации растительности или животного населения. По терминологии Р. Уиттекера, дифференцирующее разнообразие между сообществами определяется как бета-разнообразие. Предложено несколько показателей бета-разнообразия, но оптимальным остается мера Уиттекера.

Мера Уиттекера рассчитывается по формуле:

$$\beta_W = \frac{S}{\alpha} - 1,$$

где S – общее число видов, зарегистрированных в системе; α – среднее видовое разнообразие сообществ, измеряемое как видовое богатство выборок стандартного размера.

3.2. Индексы общности⁸⁰

Оценка сходства и различия между объектами – чрезвычайно распространенная задача, типичная не только для биоразнообразия. Используемые для этого численные показатели именуются коэффициентами сходства или индексами общности, показатели различия – метриками, дистанциями. Индексы общности обычно конструируются таким образом, чтобы принимали значения от 0 до 1.

Предложено большое количество показателей сходства, ведется дискуссия об их состоятельности. В то же время показано, что многие меры общности эквивалентны друг другу, т.е. функционально связаны монотонно возрастающей зависимостью. Поэтому различные индексы являются законными и

⁸⁰ Ю.А. Песенко (цит. соч.) относит сравнение сообществ к анализу альфа-разнообразия

состоятельными⁸¹. Здесь мы приведем только некоторые наиболее распространенные формулы.

Одна группа индексов работает со сведениями о наличии – отсутствии видов, т.е. с бинарными переменными. В указанных ниже формулах принято использовать латинские буквы, соответствующие ячейкам четырехпольной таблицы:

		<i>в сообществе 2</i>	
		<i>присутствует</i>	<i>отсутствует</i>
<i>в сообществе 1</i>	<i>присутствует</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
	<i>отсутствует</i>	<i>c</i>	

Индекс Жаккара – это отношение числа общих видов для двух списков к общему числу видов (числу видов в объединенном списке):

$$I_J = \frac{a}{a + b + c}$$

a - число общих видов для двух списков,

b - число видов, имеющихся только в первом списке (сообществе),

c - число видов, имеющихся только во втором списке (сообществе).

Индекс Сёренсена – Чекановского определяется как отношение числа общих видов к среднему арифметическому числу видов в двух списках:

$$I_{Cs} = \frac{2a}{(a + b) + (a + c)}$$

a - число общих видов для двух списков,

a + b - число видов в первом списке (сообществе),

a + c - число видов во втором списке (сообществе).

Приведенные индексы учитывают только (сходство видового состава фаунистическое, флористическое сходство) и не отражают различия в обилии видов. Для количественных данных используется другая группа индексов. Наиболее распространенные в экологии индексы общности с учетом обилия можно рассматривать как модификации индексов сходства видового

⁸¹ Песенко Ю.А. Цит. соч.

состава. Ю.А. Песенко насчитывает шесть форм расширения индексов общности для количественных данных. Приведем некоторые наиболее распространенные из них.

Коэффициент Жаккара с учетом обилия (индекс Р.В. Наумова, индекс Ружички):

$$I_J = \frac{\sum_i \min(n_{ij}, n_{ik})}{\sum_i \max(n_{ij}, n_{ik})}, \text{ где}$$

n_{ij} – численность i -го вида в списке j ,

n_{ik} – численность i -го вида в списке k .

Коэффициент Серенсена с учетом обилия, или индекс Брея – Кёртиса (Bray, Curtis), индекс Ренконена:

$$I_{cs} = \frac{2 \sum_i \min(n_{ij}, n_{ik})}{\sum_i n_{ij} + \sum_i n_{ik}}$$

Нередко для расчета сходства используют не число особей, а доли видов в сообществе. В этом случае формулы для расчета индексов приобретают следующий вид:

Индекс Жаккара

$$I_J = \frac{\sum_i \min(p_{ij}, p_{ik})}{\sum_i \max(p_{ij}, p_{ik})}, \text{ где}$$

p_{ij} – доля i -го вида в сообществе j ,

p_{ik} – доля i -го вида в сообществе k .

Индекс Серенсена – Чекановского (индекс процентного сходства, индекс Шорыгина⁸²)

$$I_{cs} = \sum_i \min(p_{ij}, p_{ik})$$

⁸² Максимов В.Н., Кузнецова Н.А. Цит. соч.

Наконец, в набирающем популярность пакете `vegan` индекс Жаккара с учетом обилия реализован в следующей форме⁸³:

$$I_j = \frac{\sum_i (n_{ij} + n_{ik}) - \sum_i |n_{ij} - n_{ik}|}{\sum_i (n_{ij} + n_{ik}) + \sum_i |n_{ij} - n_{ik}|},$$

где n_{ij} , n_{ik} - обилие i -го вида в списках j и k .

Индекс Животовского

$$r = \sum_{i=1}^k p_i q_i$$

$$r = \sum_{i=1}^k \sqrt{p_i} \sqrt{q_i}$$

p - доля i -го вида в выборке 1, q - доля i -го вида в выборке 2, k - число видов

Помимо индексов общности, для сравнения сообществ применяют т.н. *дистанции объема*, принимающие различные значения (больше 1). Эти метрики описываются общей формулой *Минковского*:

$$dist = \left(\sum_i |(n_{ij} - n_{ik})|^p \right)^{1/p}.$$

где n_{ij} , n_{ik} - обилие i -го вида в списках j и k .

Расстояние Евклида в двухмерном пространстве представляет собой прямую, соединяющую две точки. Расстояние вычисляется по теореме Пифагора. Для многомерного пространства (которым является экологическое сообщество) дистанция вычисляется по формуле:

$$dist = \sqrt{\sum_i (n_{ij} - n_{ik})^2}$$

Квадрат расстояния Евклида по сравнению с другими метриками придает больший вес большим разностям, чрезвычайно

⁸³ Oksanen J. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial 2008.- <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>

чувствителен к обилию доминирующих видов, поэтому для сравнения сообществ малоприменим⁸⁴.

$$dist = \sum_i (n_{ij} - n_{ik})^2$$

Манхэттенское расстояние (City block Manhattan distance, расстояние городских кварталов, дистанция таксиста). Эта мера определяется суммой абсолютных разностей пар значений. Для двухмерного пространства это не прямолинейное евклидово расстояние между двумя точками, а путь, который должен преодолеть манхэттенский таксист, чтобы проехать от одного дома к другому по улицам, пересекающимся под прямым углом.

$$dist = \sum_i |n_{ij} - n_{ik}|$$

Иногда противопоставляют метрики (дистанции объема) и индексы сходства (дистанции подобия)⁸⁵. В действительности между этими индексами существует математическая связь. В частности, нормированный вариант манхэттенского расстояния – это единица за вычетом индекса Брея – Кёртиса⁸⁶:

3.3. Статистическая оценка индексов общности

Пусть, например, индекс сходства видового состава растений луга 1 и луга 2 составил 0,55. Какие выводы отсюда следуют? В принципе можно сопоставить этот результат с литературными данными для той же группы организмов и той же методики исследования. Но, как правило, единичный показатель не с чем сравнивать, показатели сходства имеют смысл, когда у Вас не менее трех объектов (сообществ). Пусть между лугом 1 и 3 индекс сходства 0,65. Значит ли это, что луг 1 и 3 более похожи, чем луг 1 и 2? Т.е. возникает задача оценки статистической значимости

⁸⁴ Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях: Учеб. пособие для студ. вузов. – М.: «Академия», 2004. – 416 с.

⁸⁵

⁸⁶ Максимов В.Н., Кузнецова Н.А. Цит. соч. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Цит. соч.

различий индексов. Другими словами, в большинстве экологических исследований необходимо оценивать вероятностное сходство⁸⁷ между выборками.

Нулевая гипотеза – предположение об отсутствии сходства. Отсутствие различий между двумя выборками – крайне маловероятный факт (полная идентичность). Нулевая гипотеза: выборки случайно извлечены из одной генеральной совокупности. Индекс не превышает значения, полученного при случайном извлечении из одной совокупности.

Несколько подходов к оценке статистической значимости.

Статистическую значимость различий между двумя индексами – методом рандомизация и бутстреп⁸⁸:

Если имеются несколько сообществ, объединенных в несколько групп, помимо рандомизации можно использовать классическую обработку: многомерный непараметрический дисперсионный анализ, в ходе которого оцениваются различия многомерных дисперсий. Функция `betadisper` в пакете `vegan`⁸⁹.

Для индексов общности с учетом количественных данных существуют методы оценки значимости, основанные на доверительных интервалах и методе фи⁹⁰. Оценка достоверности индексов общности, основанных на качественных данных, рассматривается как слабо разработанная проблема⁹¹.

Оригинальный экспериментально-математический метод был предложен В.Н. Максимовым и Н.А. Кузнецовой⁹². Он основан на сопоставлении полученных значений со значениями индексов сходства, вычисленными для параллельных проб (выборок, заведомо взятых из одного сообщества).

3.4. Классификация и ординация в изучении сообществ

Когда сравнивается большое количество сообществ, возникает желание как-то упорядочить их – разделить на группы

⁸⁷ по Ю.А. Песенко

⁸⁸ Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Цит. соч.

⁸⁹ Oksanen J. Vegan: Ecological diversity. – URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/diversity-vegan.pdf>

⁹⁰ Песенко Ю.А. Цит. соч. С. 161-164

⁹¹ Песенко Ю.А. Цит. соч. С. 147

⁹² Максимов В.Н., Кузнецова Н.А. Цит. соч.

или выстроить в ряд. **Классификация сообществ** опирается на представление об относительно дискретных группировках (подмножествах), которые на практике далеко не всегда удается выделить. **Ординация** (англ. ordination, от нем. ordnung) - упорядочивание в системе координат, реальных или виртуальных факторов. Это более универсальный подход к анализу данных, не предполагающий гипотезу о дискретности. Ординация – это собирательное понятие для обозначения многомерных методов, позволяющих расположить сообщества (местообитания) вдоль некоторых осей, опираясь на данные видового состава (видовой структуры).

Классификация и ординация – эвристические процедуры. Не являются методами проверки статистических гипотез. Важны не столько как анализ, сколько как способы визуализации данных, позволяющие исследователю представить себе их структуру. Это приемы многомерного разведочного анализа. Диаграммы, полученные этими методами, - не должны рассматриваться как единственно правильная картина мира. Далеко не всегда эти методы нужны, иногда достаточно лишь вывода о сходстве / несходстве сообществ. Рассмотрим некоторые наиболее распространенные методы классификации и ординации⁹³.

Для классификации чаще используется иерархический агломеративный анализ и **метод К-средних**. В последнем случае пользователь задает необходимое число кластеров, а вычислительная программа определяет кластерную принадлежность каждого объекта (сообщества). Расстояние измеряется дистанцией Евклида. Этот метод предпочтителен при анализе большого массива данных, поскольку отличается меньшей ресурсоемкостью.

Иерархический кластерный анализ объединяет объекты (сообщества) в кластеры различного уровня, пока все множество не окажется в одном кластере. В методологическом плане иерархический кластерный анализ опирается на представление о фрактальности мира⁹⁴. Сходства между объектами может

⁹³ Подробнее см. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. Пер. с англ. под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадринной. - М.:РАСХН, 1999. Пузаченко Ю.Г. Цит. соч.

⁹⁴ Пузаченко Ю.Г. Цит. соч.

оцениваться различными индексами общности и дистанциями. Результат – матрица сходства или дистанций. Найти пару наиболее сходных объектов легко, но вот как выстроить отношения этой пары с другими объектами, какие кластеры считать более близкими. Это задача собственно кластерного анализа. Решение этой задачи определяется методом (алгоритмов) агломерации (присоединения). Существует несколько распространенных методов агломерации, выбор которых можно провести лишь по степени интерпретируемости результатов.

Метод ближайшего соседа (минимальной, одной связи): в качестве расстояния объекта до кластера принимается его расстояние до ближайшего объекта кластера:

$$d_{i+j,k} = \min(d_{ik}, d_{jk})$$

Объединяет в один кластер даже далеко отстоящие единицы, если существует соединяющая их цепочка из близких единиц. Предпочтителен для случаев, когда есть цепочечные, волокнистые структуры. Стягивает пространство. Дает кластеры сложной формы. *Метод дальнего соседа (максимальной, полной связи):* в качестве расстояния объекта до кластера принимается его расстояние до самого удаленного члена кластера.

$$d_{i+j,k} = \max(d_{ik}, d_{jk})$$

Имеет тенденцию образовывать кластеры одинакового размера, простой формы. Растягивает пространство. Удобен для классификации дискретных объектов.

Метод невзвешенного попарного среднего (медианной связи):

$$d_{i+j,k} = \frac{d_{ik} + d_{jk}}{2}$$

Метод взвешенного попарного среднего (средней связи), в отличие от предыдущего, учитывает число единиц в кластере.

Основным результатов кластерного анализа является дендрограмма – диаграмма, показывающая порядок объединения объектов в кластеры (рис.). В целом кластерный анализ добивается максимальной однородности групп (минимизации внутригрупповой дисперсии). Однако вопрос о значимости или качестве полученной классификации остается непростым. Значимость полученной классификации (признака «кластерная принадлежность») для отдельных переменных (видов) можно оценить в процедуре

дисперсионного анализа при помощи F-критерия. Но это не говорит об адекватности классификации. Более цельная оценка классификации дается с помощью **дискриминантного** анализа. Этот метод позволяет оценить значимость расстояний между отдельными классами, а также вычислить процент ошибочной классификации (последний может указывать не только на плохое качество классификации, но и на неприменимость самого дискриминантного анализа к изучаемым данным).

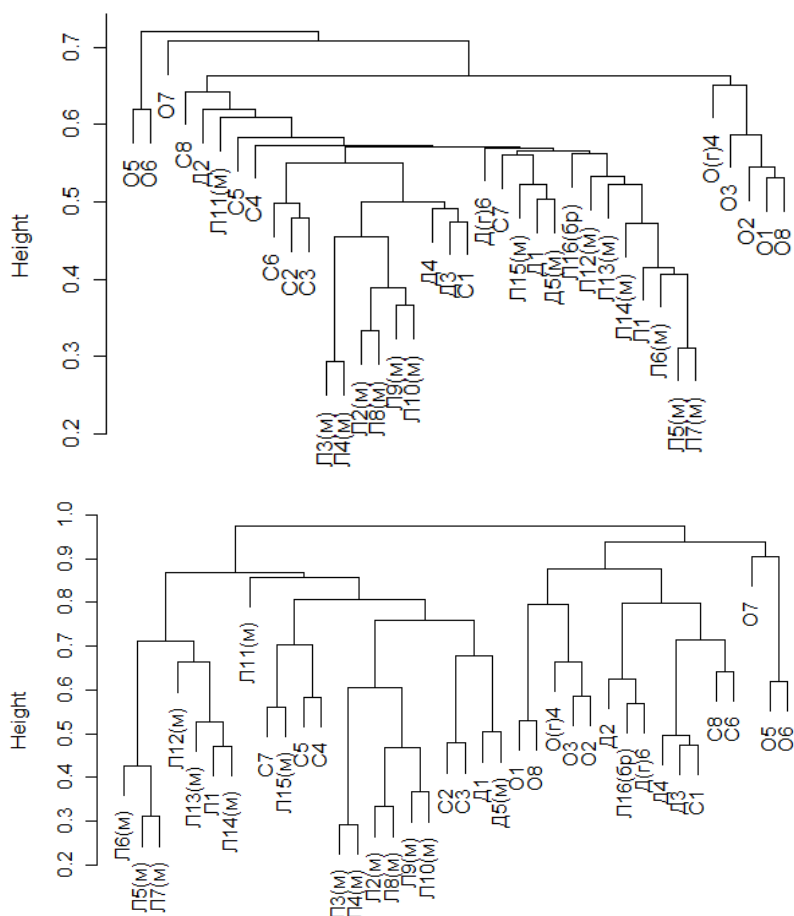


Рис. Дендрограмма иерархического кластерного анализа на основе индекса Жаккара с учетом обилия: а – метод одной связи, б – метод полной связи. Вычисления в пакете vegan в среде R.

Ординация в экологических исследованиях бывает прямая и непрямая. Прямая ординация (прямой градиентный анализ) отображает изменение видового состава вдоль некоторого измеренного экологического фактора (влажности, высоты над уровнем моря и т.д.). В категориях математической статистики она сводится к регрессионному анализу. Непрямая ординация (косвенный градиентный анализ) показывает изменение видового состава вдоль некоторой абстрактной оси, которая отражает максимальную изменчивость в структуре данных. Исходными данными для ординации является таблица, в которой строки представлены местообитаниями (сообществами, выборками - samples), а столбцы – видами (или другими таксонами). Наглядным результатом ординации является диаграмма рассеяния, на которой местообитания представлены точками. В чем значение ординации? Во-первых, это способ упорядочивания данных, с помощью которого можно судить о сходстве и различии между местообитаниями в разных координатах. Во-вторых, ординация рассматривается как способ поиска скрытой структуры данных: оси, вдоль которых располагаются местообитания, соответствуют некоторым факторам среды. Кроме того, с ординацией тесно связана задача снижения размерности, когда для характеристики сообщества вместо полного видового состава можно воспользоваться несколькими переменными, с которыми исходные переменные коррелируют.

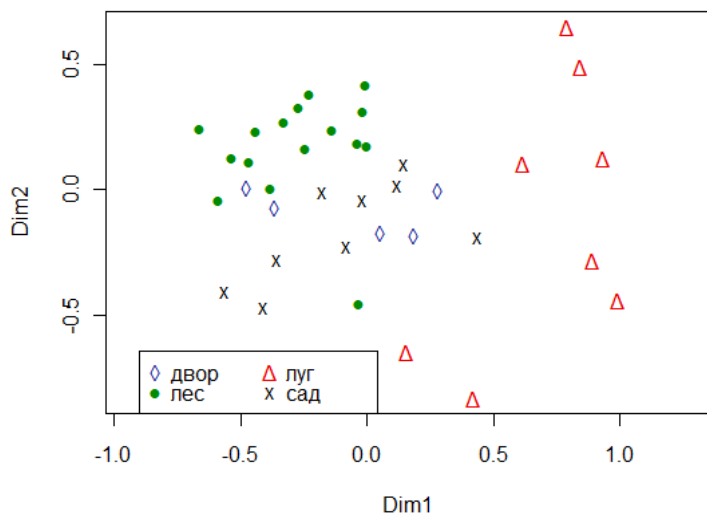


Рис. Ординация в пространстве осей многомерного неметрического шкалирования. Вычисления в пакете *vegan* в среде R.

С вычислительных позиций известны различные способы ординации: **метод главных компонент** (Principal components analysis, PCA), **анализ соответствия** (correspondence analysis) и его модификации, например, анализ соответствия с удаленным трендом (DCA, detrended correspondence analysis), и **многомерное неметрическое шкалирование** (масштабирование, скейлинг, NMS, nonmetric multidimensional scaling). Различия в результатах этих методов иллюстрируют диаграммы ординации (рис7)

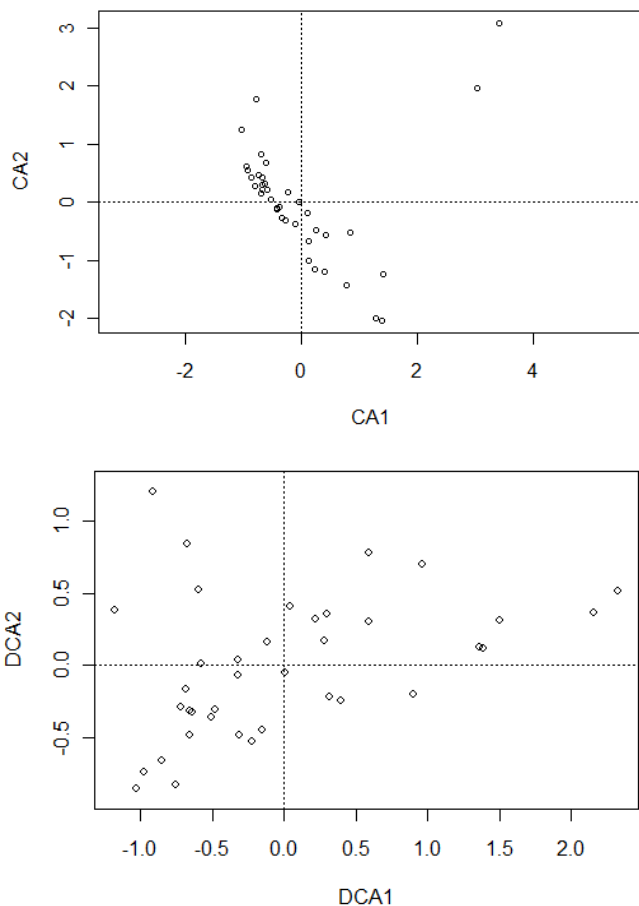


Рис. Ординация методом анализа соответствия и анализа соответствия с удаленным трендом.

Метод главных компонент и анализ соответствия оперируют непосредственно с данными о видах. При этом метод главных компонент базируется на линейной модели отклика (обилие каждого вида изменяется пропорционально значениям каждого из скрытых факторов) и нормальном распределении. Анализ соответствия связан с более обоснованной в экологии одновершинной моделью отклика (каждый вид имеет оптимальное значение скрытого фактора). Многомерное неметрическое шкалирование оперирует с матрицей дистанций, поэтому успех

зависит от верного выбора дистанции (индекса сходства). Фактически этот метод картирует объекты по расстояниям между ними. Многомерное неметрическое шкалирование признается наиболее универсальным методом ординации.

Результаты ординации нередко интерпретируются с привлечением сведений об условиях среды и других переменных, которые могут оказаться скоррелированы с виртуальными факторами, найденными по структуре данных (рис.). Если условия среды учитываются в самой процедуре ординации, используют канонические методы ординации.

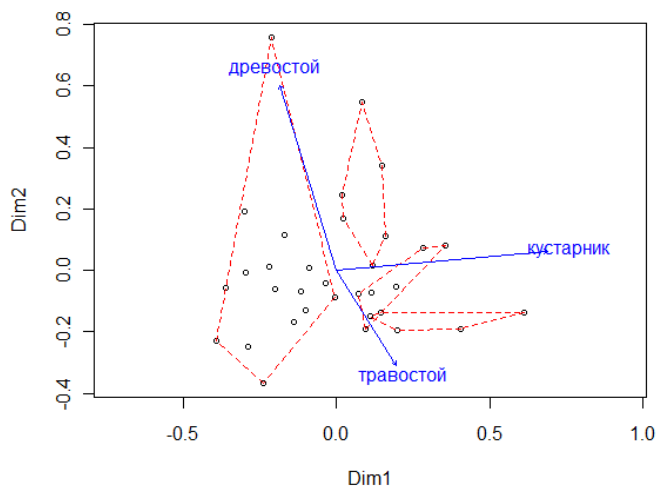


Рис. Диаграмма ординации методом неметрического шкалирования, на которую наложены векторы, соответствующие факторам среды. Пунктирная линия объединяет группы сообществ, выделенные в процессе кластерного анализа или по типу местообитания.

3.5. Организмизм и континуализм как парадигмы экологии

Действительно ли перечисленными методами можно выявить некоторые надорганизменные целостности в природе и решить вопрос о принадлежности выборки к той или иной целостности? Допускает ли это в принципе природа биологических сообществ? В экологии сложилось два подхода, ведущих полемику уже более 100 лет. Краткая характеристика этих подходов дана в таблице. Становление этих парадигм происходило преимущественно в фитоценологии, хотя отдельные положения применимы и к изучению других групп организмов.

Основные элементы парадигм организмизма и континуализма⁹⁵

Организмизм (организмизм, структурализм, холизм, дисконтинуализм)	Континуализм (индивидуализм)
дискретность	непрерывность
сообщества как реальные целостности (в пределе – сообщество как суперорганизм)	сообщества как результат прагматической редукции биоценотического континуума на условно однородные части
жесткая связь видов в своем распространении	индивидуализм в распределении видов по градиентам
Возможно построение естественной иерархической классификации сообществ	Естественная иерархическая классификация сообществ невозможна
Сообщества с сильными эдификаторами и малым видовым разнообразием («словая парадигма»)	Сообщества с высоким видовым разнообразием без выраженных эдификаторов
Детерминизм и эквифинальность в развитии	Стохастический характер развития сообществ

⁹⁵ по: Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности: история и современное состояние основных концепций. – Уфа: Гилем, 1998. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. - М.: Логос, 2002. Розенберг Г.С. и др. Цит. соч. С. 263, с дополнениями

сообществ	
Концепция климакса	Климакс-континуум
F. Clements (Клементс) A. Taensley (Тенсли) A. Thienemann (Тинеман)	H. Gleason (Глизон) J. Curtis (Кёртис) R. Whittaker (Уиттекер)
В.Н. Сукачев, б.ч. экологов России до 80-х гг. XX в. ⁹⁶	Л.Г. Раменский
С.М. Разумовский ⁹⁷	Б.М. Миркин ⁹⁸
А.И. Кафанов ⁹⁹ (гидробиология)	

С развитием экологии происходит некоторое сближение и примирение этих позиций. Современные представители организмизма избегают прямой аналогии сообщества с организмом. А.И. Кафанов указывает, что абсолютный континуум и абсолютная дискретность в живой природе не существует, и проблема соотношения данных категорий во многом связана с масштабом исследования¹⁰⁰. В свою очередь, 80-90-е гг. XX в. произошла «фитоценологизация континуума», связанная с именами американцев М. Остина и Р. Макинтоша. Б.М. Миркин придерживается плюралистического подхода, предусматривающего существование различий в соотношении непрерывности – дискретности для разных совокупностей биоценозов¹⁰¹. Так, эколого-флористический метод классификации растительности, сочетавшийся у его основателя Ж. Браун-Бланке с представлениями о дискретности фитоценозов, с успехом используется современными континуалистами. Классификационная решетка

⁹⁶ См. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. школа, 1973. Тимофеев-Ресовский Н.В. Избранные труды. – М., Медицина, 1996. – С. 187-193.

⁹⁷ Разумовский С.М. Избранные труды. – М.: KMK Scientific Press, 1999. – 560 с.

⁹⁸ См., напр., Миркин Б.М. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология // Журнал общей биологии, 2005, т. 66, №6. – С. 522-526.

⁹⁹ Кафанов А.И. Континуальность и дискретность геомериды: биономический и биотический аспекты // Журнал общей биологии, 2005, т. 66, №1. – С. 28-54.

¹⁰⁰ Кафанов А.И. Цит. соч. – С. 28.

¹⁰¹ Миркин Б.М. 2005. – С. 522.

сообществ континуалиста Л.Г. Раменского вполне применима в рамках дискретного подхода.

В какую сторону развивается современная наука? С одной стороны, представление о жестко связанных, детерминированных сообществах, работающих как часы, можно отнести к старой, классической науке, или механической познавательной модели по Ю.В. Чайковскому. Его разрушению способствует охарактеризованная выше концепция нейтральности. С другой стороны, индивидуализм можно рассматривать в рамках статистической познавательной модели, а на смену ей приходит системная модель, основанная на целостности. Неслучайно на первичности биоценоза по отношению к организмам настаивают многие современные эволюционные концепции¹⁰². Понимание возможно, по-видимому, только при отказе от механических представлений, переходе к более сложному пониманию реальности, в соответствии с тезисом Ю.А. Шрейдера¹⁰³ «Существуют различные уровни реальности. Скажем, таксон реален по-другому, чем входящий в него организм. И не следует пытаться редуцировать эти уровни друг к другу».

¹⁰² См. Жерихин В.В. Биоценотический контроль эволюции // Палеонтологический журнал, 1986, №1. – С. 3-12. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. – М.: Т-во научн. изд. КМК, 2003. – С. 3-42. Чайковский Ю.В. Активный связный мир. М., 2008.

¹⁰³ Шрейдер Ю.А. Поиски философско-методологических принципов биологии. Феномен А.А. Любищева и С.В. Мейена // Природа биологического познания. – М.: Наука, 1991. – С. 34.

Глава 4. Программы для измерения и анализа биоразнообразия

4.1. Электронные таблицы

Электронные таблицы (в частности, MS Excel) являются популярным средством хранения и обработки данных. Простейшие процедуры математической обработки данных по биоразнообразию и статистического анализа¹⁰⁴ в этих программах также возможны.

Многие индексы разнообразия легко рассчитать при помощи формул и функций. Легко подсчитать сумму особей и число видов (функция СЧЕТЕСЛИ), при помощи простых формул вычислить индексы видового богатства Менхиника и Маргалефа, индекс Симпсона, Бергера – Паркера, показатели выравненности. С информационно-статистическими индексами сложнее, если не использовать специальные макросы. Вычисление индексов общности в таких программах сложно признать целесообразным.

Наверное, главное значение электронных таблиц состоит в подготовке данных для специализированных программ. Для эффективной работы в электронных таблицах необходимо правильно организовать блок данных. Лучше, когда каждой переменной (место, время, численность каждого вида) соответствует отдельный столбец, каждому объекту (сообществу) – отдельная строка. Заголовки столбцов следует указывать в первой (единственной) строке. Такая организация упростит как сортировку данных в самой таблице, так и экспорт в специализированные статистические программы. И не забывайте писать нули: компьютерные программы не любят пустых ячеек. Если Вы проводите расчеты в Excel, необходимо сохранять листы с исходными данными, результаты расчетов выводить на отдельный лист или книгу.

¹⁰⁴ Подробнее см. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию: учебное пособие. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011.

4.2. Past

Программа PAST (Paleontological Statistics software for education and data analysis)¹⁰⁵ разработана специально для палеонтологических и экологических исследований.

Это бесплатная статистическая программа, работающая без установки, имеющая простой интерфейс на английском языке (рис.). Данные легко переносить через буфер обмена из электронных таблиц. Недостатки программы связаны с ее простотой. Вывод графики и таблиц не настраивается, результаты расчетов не сохраняются в особом файле (их можно только распечатать или скопировать в другое приложение). Весьма ограниченный выбор методов (приходится брать, что дано, так, для кластерного анализа можно выбрать только три алгоритма объединения). Не функционирует привычное контекстное меню. Уступает коммерческим статистическим программам с пользовательским графическим интерфейсом по набору статистических методов, но специально заточена под биоразнообразие. (Edit – Paste). Выделение столбцов – при помощи Shift. На английском. Регулярно появляются новые версии¹⁰⁶. Отличная программа для разведочного анализа.

Расчет индексов альфа-разнообразия. Выделите все колонки с данными (при помощи клавиши Shift). В команде меню Diversity выберите пункт Diversity Indices. В полученном окне представлены наиболее употребительные индексы альфа-разнообразия. Результаты расчетов можно скопировать в буфер обмена (при помощи кнопки Copy data) и вставить в документ Microsoft Office.

Оценка статистической значимости различий индексов разнообразия. Выделите две колонки (напр., наиболее контрастные по разнообразию). Выберите пункт «Compare diversities». В полученном окне величина $p(eq)$ указывает вероятность того, что различия в вычисленных индексах разнообразия случайны. Два значения $p(eq)$ рассчитываются на основе двух разных процедур ресэмплинга: bootstrap и рандомизации (permutation test). Значимость

¹⁰⁵ Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

¹⁰⁶ <http://folk.uio.no/ohammer/past/>, hm2.uio.no/norlex/past/download.html

различий индексов Шеннона при помощи критерия Стьюдента можно оценить в пункте “Diversity t test”.

Профили разнообразия легко построить при помощи пункта Diversity profiles. Щелкнув мышью на полученном графике, можно изменить некоторые графические настройки для данного объекта.

Оценить связь видового богатства с объемом выборки можно при помощи метода разрежения (Diversity – Individual rarefaction).

Модели рангового распределения видового обилия. Выделите одну колонку. В команде меню Models выберите пункт Abundance. Помимо графика, в окне представлены параметры модели. Значимость различий оценивается по критерию хи-квадрат. Программа позволяет тестировать четыре модели распределения: геометрическую (geometric), логарифмическую (log series), лог-нормальную (log-normal), модель разломанного стержня (broken stick).

Бета-разнообразие можно измерить в пункте Beta diversity меню Diversity.

Индексы общности и дистанции. Программа вычисляет для строк, поэтому если в предыдущих вычислениях у Вас столбцы соответствовали сообществам, то теперь надо поменять строки и столбцы местами - транспонировать данные при помощи команды Transpose в меню Edit (Правка). Матрицу сходства можно построить при помощи команды Similarity and distance indices в меню Statistics.

Классификацию сообществ можно проводить при помощи команд Cluster analysis (иерархический кластерный анализ) или K-means (классификация методом К-средних) в меню Multivar (Многомерный анализ). В первом случае программа выводит только дендрограмму, предлагается лишь три алгоритма объединения, зато набор мер сходства здесь даже разнообразнее, чем в стандартных статистических программах.

Ординацию сообществ также можно выполнить в меню Multivar. Реализованы различные методы: анализ соответствия (Correspondence), анализ соответствия с удаленным трендом (Detrended correspondence), анализ главных компонент (Principal components), анализ главных координат (Principal coordinates), многомерное неметрическое шкалирование (Non-metric MDS). В каждом методе можно вывести диаграмму рассеяния (scatter), сведения о дисперсии (eigenvalue), объясняемой каждой осью.

Помимо этого, программа может вычислять много других статистических тестов. Все это делает ее отличным программным средством для разведочного анализа.

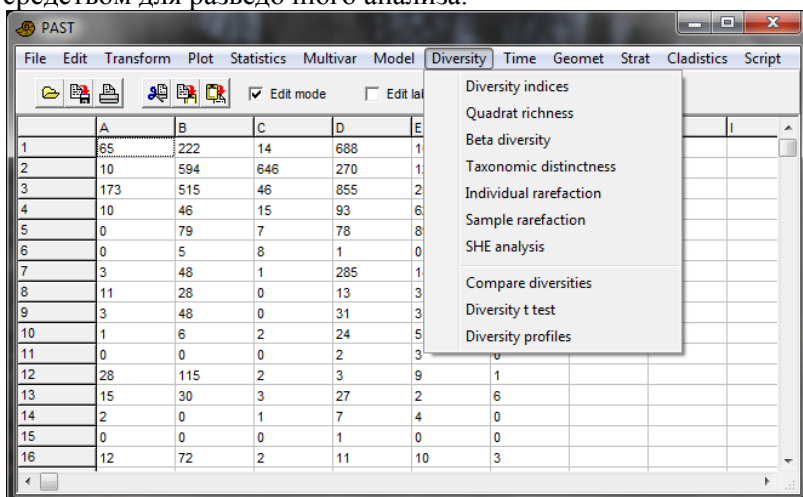


Рис. 28. Рабочее окно программы PAST. Данные и меню анализа разнообразия

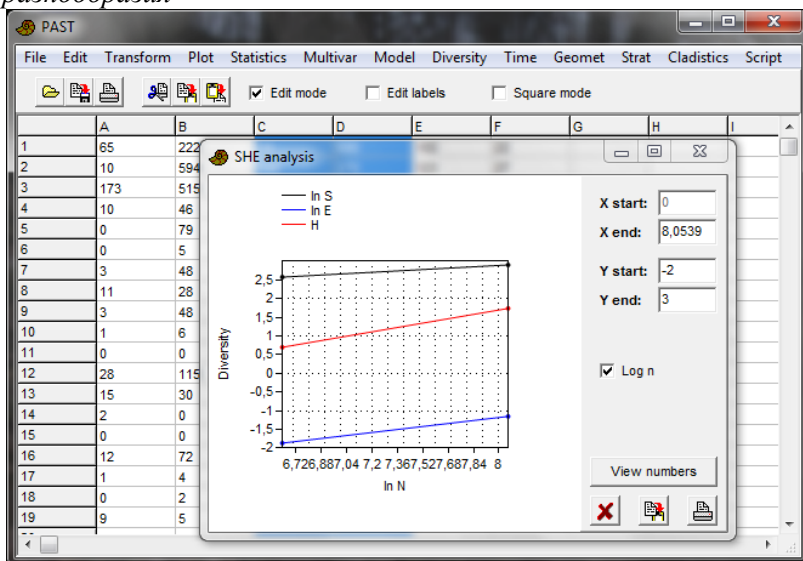


Рис. 29. Рабочее окно программы PAST. Данные и диалоговое окно с результатами вычислений индексов разнообразия. График можно скопировать или распечатать.

4.3. Статистическая среда R

Самым универсальным программным средством для анализа биоразнообразия является среда R¹⁰⁷. R – это язык программирования для статистической обработки данных и работы с графикой, свободная программная среда. В R реализованы самые современные методы анализа данных. Эта бесплатная программа¹⁰⁸ работает на различных операционных системах (Windows, MacOS, Linux).

Основная трудность в использовании R – это строковый командный интерфейс. Пользователь не выбирает команды из меню, а вводит их с клавиатуры. Профессионалы считают, что ввод команд с клавиатуры способствует осмысленному применению статистических методов, вдумчивому анализу данных. Для этого необходимо запомнить некоторое количество команд — функций языка R. Названия команд созданы на основе английского языка и в основном интуитивно понятны. Примеры: `plot()`, `read.table()`, `summary()`. Синтаксис данного языка достаточно логичен. Так, в скобках `()` заключен объект, над которым выполняется действие. Знак `<-` означает присваивание. Последовательность команд, необходимая для того или иного анализа, записывается в текстовый файл - скрипт. Фактически скрипт - это программа, которая загружается в среду R и автоматически выполняется в ней.

При установке Вы получаете только те функции, без которых работа в принципе невозможна, а так же небольшое количество так называемых «рекомендованных» пакетов. Но в свободном доступе в Интернете находятся еще более полутора тысяч библиотек

¹⁰⁷ См. Шипунов А.Б., Балдин Е.М. Анализ данных с R // Linux Format" январь - апрель 2008. - <http://www.inp.nsk.su/~baldin/DataAnalysis/>
Габидуллин Р. Статистика в R. Начало. — Вc, 14.06.2009
<http://voliadis.ru/R-intro>. Мاستицкий С. R: Анализ и визуализация данных // <http://r-analytics.blogspot.com/>. Шипунов А.Б. R -- объектно-ориентированная статистическая среда.
<http://herba.msu.ru/shipunov/software/r/r-ru.htm>

¹⁰⁸ The R Project for Statistical Computing <http://www.r-project.org/>

практически на все случаи жизни. Отдельные скрипты, направленные на решение конкретной задачи, можно найти в специализированных руководствах и на сайтах практикующих экологов.

Самый простой способ ввода данных — это импорт из *.csv-файла, который предварительно нетрудно создать в MS Excel.

Помимо статистической обработки, R может выполнять самые разные операции с таблицами, текстами, картами и другими объектами. В целом по затратам времени и компьютерных ресурсов командный интерфейс выгоднее кнопочного, ведь записанный скрипт можно воспроизводить многократно, меняя только исходные данные. Однако для создания красивых рисунков в R надо затратить большие усилия, чем, например, в STATISTICA.

Существуют специальные программы, делающие работу с R очень удобной. Например, RStudio позволяет разделить окно на несколько частей и одновременно просматривать исходные данные, выполненные команды (консоль), полученные в результате их выполнения рисунки, а также обеспечивает подсветку синтаксиса (подсказывает правильное написание команды при вводе первых букв) и т.д. (рис.30).

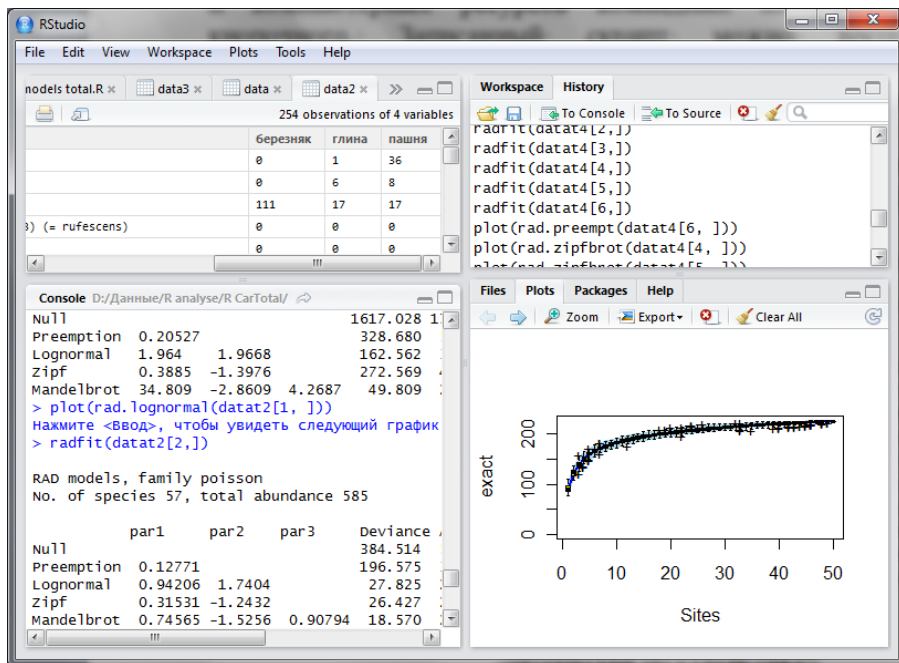


Рис.30. Анализ данных в R с помощью RStudio

Для оценки биоразнообразия предназначены пакеты `vegan`¹⁰⁹ и `BiodiversityR`. Приведем пример вычислений с использованием первого из них (построчное описание скрипта).

Пример анализа сообществ в пакете `vegan`

Подготовка данных

Предварительно в программе Excel создаем файл, в котором строки соответствуют сообществам, а столбцы – видам, сохраняем файл в формате csv. В программе:

Определяем рабочую директорию (в какой папке находятся наши данные).

Создаем объект `data`. Для этого импортируем данные из файла "data12.csv", который мы предварительно создали в Excel и поместили в рабочую папку. Названия строк `row.names` берем из первого столбца.

¹⁰⁹ Oksanen R. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. 2011. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>

Просматриваем данные, чтобы убедиться в правильности импорта. Привязываем данные, чтобы можно было выполнять все операции. Загружаем пакет `vegan` из библиотеки (если он был раньше установлен, в противном случае нужно воспользоваться командой установки пакета).

```
> setwd("D:/данные/R analyse/R mezoph")
> data<-read.csv2("data12.csv", row.names=1)
> View(data)
> attach(data)
> library("vegan")
```

Вычисление показателей альфа-разнообразия:

Для каждого столбца подсчитываем число видов:

```
> specnumber(data)
```

Вычисляем индекс Шеннона (он установлен по умолчанию)

```
> diversity(data)
```

и полидоминантности Симпсона:

```
> diversity(data, "simpson")
```

Для других показателей можно написать более или менее простые функции. Например, показатель выравнинности по Шеннону находится как отношение индекса Шеннона к числу видов:

```
> J<-N/log(specnumber(data))
```

Статистическое оценивание индексов можно проводить методом бутстреп¹¹⁰.

Подсчитаем общее количество видов во всех сообществах:

```
> specpool(data)
```

Ранговое распределение видовых обилий

Строим и тестируем модели ранговых распределений для первого сообщества – первого столбца из нашей таблицы данных:

```
> radfit(data[1,])
```

```
RAD models, family poisson
No. of species 63, total abundance 1485
```

	par1	par2	par3	Deviance	AIC	BIC
Null				1625.74	1848.49	1848.49
Preemption	0.14785			820.00	1044.75	1046.89
Lognormal	1.2922	2.039		139.44	366.19	370.48
Zipf	0.37273	-1.383		155.05	381.80	386.09
Mandelbrot	0.37273	-1.383	1.8392e-09	155.05	383.80	390.23

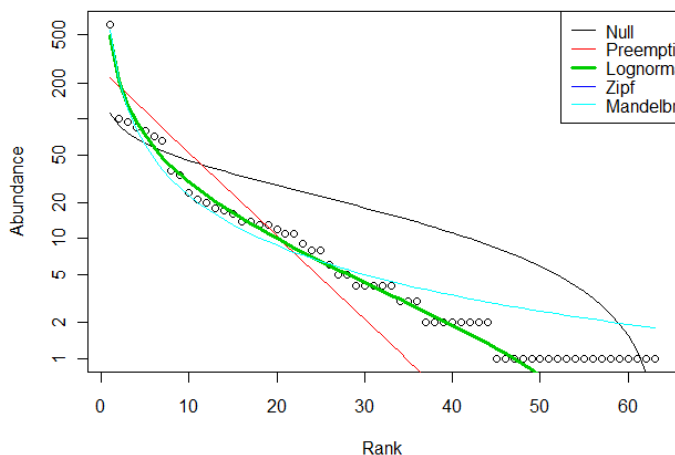
В отличие от предыдущей программы, соответствие модели фактическим данным оценивается по информационному критерию

¹¹⁰ Скрипт см. Шитиков, Розенберг. С. 36-38.

Акаике (AIC). Наименьшее значение критерия свойственно строке `Lognormal`, следовательно, наше сообщество ближе к логнормальной модели, чем к другим, вычисленным здесь.

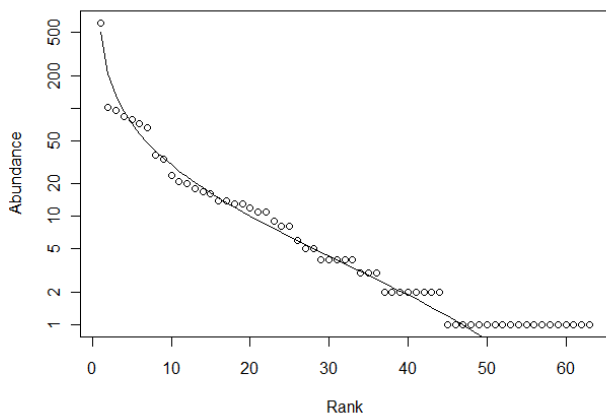
Строим график рангового распределения видовых обилий:

```
> plot(radfit(data [1,]))
```



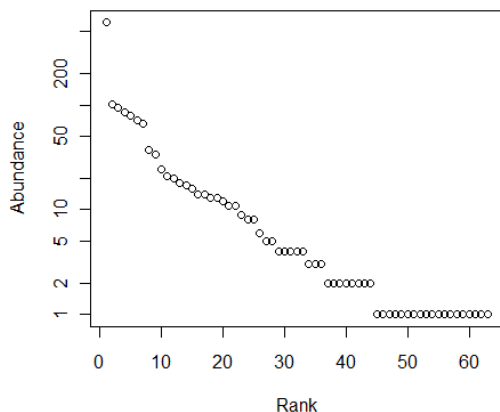
Оказалось, что большое количество кривых мешает восприятию рисунка. Наверное, лучше оставить на рисунке только логнормальную модель:

```
> plot(rad.lognormal(data[1, ]))
```



Отклонение точек от линии слишком заметное, поэтому возникает потребность в графике без линий модели. Это можно задать, указав как тип графика «точки»:

```
> plot(rad.lognormal(data[, ]), type="p")
```



Наконец, можно не писать выражение для каждого столбца отдельно, а вычислить сразу для всей таблицы (аргумент 1 означает, что функцию `radfit` нужно применить к строкам таблицы):

```
> apply(data, 1, radfit)
```

Оценка сходства сообществ

При помощи функции `vegdist` вычисляем матрицу дистанций на основе коэффициента Жаккара с учетом обилия (если бы обилие учитывать было не нужно, мы бы написали `binary=TRUE`).

```
> dis<-vegdist(data, method="jaccard", binary=FALSE)
```

Отображаем полученную матрицу:

```
> dis
```

Из полученной матрицы мы можем извлечь медиану, среднее, минимальное, максимальное значения:

```
> summary(dis)
```

Выясним, зависит ли степень сходства сообществ от типа местообитания, при помощи рандомизации. Предварительно добавим переменную, обозначающую тип биотопа, импортировав для этого таблицу с такими же строками, в которой есть столбец «Тип»:

```
> env<-read.csv2("dataenv.csv", row.names=1)
```

```
> attach(env)
```

```
> mod<-betadisper(dis, Тип)
```

```
> permutest(mod)
```

Permutation test for homogeneity of multivariate dispersions

No. of permutations: 999

**** STRATA ****

Permutations are unstratified

```

**** SAMPLES ****
Permutation type: free
Mirrored permutations for Samples?: No

Response: Distances
      Df    Sum Sq Mean Sq      F N.Perm Pr(>F)
Groups   3 0.047385 0.015795 4.9251   999 0.006 **
Residuals 34 0.109039 0.003207
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Значит, различия между группами неслучайны. Чтобы оценить, между какими именно типами местообитаний существуют различия в степени сходства сообществ, используем процедуру множественных сравнений Тьюки:

> TukeyHSD(mod)

```

Tukey multiple comparisons of means
95% family-wise confidence level

```

```
Fit: aov(formula = distances ~ group, data = df)
```

```

$group
      diff      lwr      upr      p adj
лес-двор -0.008158986 -0.086521563 0.0702035922 0.9920967
луг-двор  0.083333948 -0.003859879 0.1705277755 0.0653247
сад-двор  0.008573326 -0.076737043 0.0938836952 0.9928777
луг-лес   0.091492934  0.025264468 0.1577214000 0.0037040
сад-лес   0.016732312 -0.046996059 0.0804606829 0.8927870
сад-луг   -0.074760622 -0.149080035 -0.0004412089 0.0482071

```

Итак, для двух пар из трех с участием луга получены значимые результаты, для пары «луг и двор» лишь ненамного превышает принятое в статистике критическое значение 0,05. уровень значимости несколько превышает критический. Но можно считать, что луг отличается более дифференцированным животным населением, чем иные типы биотопов.

Проведем кластерный анализ сообществ:

Создаем объект «кластер» hcl1 на основе полученной матрицы с объединением по методу полной связи (дальнего соседа).

Выводим дендрограмму.

Статистическую оценку полученной классификации дадим при помощи однофакторного дисперсионного анализа

Создаем новую переменную «номер кластера» ncl при помощи функции cutree (буквально «обрезаем дендрограмму на уровне четырех кластеров»).

Запускаем (aov): изучаем влияние кластерной принадлежности на каждую переменную, которую мы получаем как столбец таблицы данных. Можно видеть, что есть статистически значимые различия между кластерами по обилию таксонов Lumbricidae и Isopoda (вывод результатов анализа для других таксонов мы опускаем).

```
> hcl1<-hclust(dis, method="complete")
> plot(hcl1)
Нажмите <Ввод>, чтобы увидеть следующий
график:rect.hclust(hcl1, 4)
> ncl<-cutree(hcl1, 4)
> summary(aov(as.matrix(data)~ncl, data))
  Response Lumbricidae :
              Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
ncl              1  83.182   83.182   11.653 0.001758 **
Residuals       32 228.428    7.138
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.'
0.1 ' ', 1

  Response Isopoda :
              Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
ncl              1 2642.2  2642.21   8.2788 0.007086 **
Residuals       32 10212.9   319.15
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.'
0.1 ' ', 1
```

Проведем ординацию изученных сообществ методом многомерного неметрического шкалирования. Предварительно подключаем необходимый для этого пакет.

```
> library("MASS")
> invMDS<-isoMDS(dis)

Строим ординационную диаграмму при помощи функции
> fig1<-ordiplot(invMDS)
и затем подписываем названия сообществ:
> text(fig1, "sites")
```

Заключение

К каким выводам может прийти непредубежденный читатель?

Биологическому разнообразию посвящены исследования самой разной тематики и самого разного уровня сложности и технического оснащения. Поэтому, если Вы задумываетесь над выбором темы своего исследования, присмотритесь к биоразнообразию.

Изучение биоразнообразия облегчает то, что существует много компьютерных программ, позволяющих посчитать все что угодно.

Но это не отменяет необходимости проводить тщательный сбор материала и его осмысленный анализ.

Экологи много пишут о биоразнообразии, и это надо читать.

Но теоретические построения в области биоразнообразия не так уж сложны, опираются во многом на здравый смысл.

Общепризнанных достижений, фундаментальных открытий, эпохальных прорывов в области биоразнообразия не заметно. Теоретическое осмысление фактов остается во многом неясным.

Но биологическое разнообразие – интереснейший феномен, и его надо изучать.

Рекомендуемая литература

Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. Пер. с англ. под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадриной. - М.: РАСХН, 1999. 306 с.

Андреев А.В. Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. – Кишинев: Biotica, 2002. – 168 р.

Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т.2. Пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 477 с.

Бродский А.К. Введение в проблемы биоразнообразия. СПб, 2002. - 144 с.

География и мониторинг биоразнообразия. М., 2002.

Гнатюк Е.П., Крышень А.М. Методы исследования ценофлор (на примере растительных сообществ вырубок Карелии). – Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2005. 65 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. - М.: Мир, 1988.

Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие. М., 2004. 432 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. - М.: Логос, 2002.- 264 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение: Пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – 184 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982.

Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев, 2002.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). - Самара: Самарский научный центр РАН, 2000. - 396 с.

Сионова М.Н. Биологическое разнообразие: методические материалы к практическим занятиям. Калуга, 2010.

Советы молодому ученому: методическое пособие для студентов, аспирантов, младших научных сотрудников и, может быть, не только для них / под ред. Воробейчика Е.Л. Изд. 3-е, переработ. и дополн. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2011. 122 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.